

N° D'ORDRE : 55

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE D'INGÉNIEUR-DOCTEUR

PAR

René Guy BUSNEL

1^{re} THÈSE. — ETUDES PHYSIOLOGIQUES SUR LE *LEPTINOTARSA*
DECEMLINEATA SAY.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juin 1939 devant la Commission d'examen.

10 JUIN 1939

MM. PORTIER	Président.
ROBERT LÉVY . . .	} Examineurs.
MILLOT	

PARIS
LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS
91, BOULEVARD ST-GERMAIN, 91

—
1939



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551807_0051

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE D'INGÉNIEUR-DOCTEUR

PAR

René Guy BUSNEL

1^{re} THÈSE. — ETUDES PHYSIOLOGIQUES SUR LE *LEPTINOTARSA*
DECEMLINEATA SAY.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juin 1939 devant la Commission d'examen.

MM. PORTIER	<i>Président.</i>
ROBERT LÉVY . . .	} <i>Examineurs.</i>
MILLOT	

PARIS
LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS
91, BOULEVARD ST-GERMAIN, 91

—
1939

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire
Doyen

M. MOLLIARD.
C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires...

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

H. LEBESGUE.
Émile PICARD.
Léon BRILLOUIN.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.
BLAISE.
DANGEARD.
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIoT.
PORTIER.
MOLLIARD.
LAPICQUE.
G. BERTRAND.

H. ABRAHAM.
Charles FABRY.
Léon BERTRAND.
P. WINTREBERT.
O. DUBOSQ.
BOHN.
E. RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ..... T Zoologie.
M. GUICHARD..... T Analyses et mesures chimiques.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM... T Botanique.
G. JULIA..... T Mécanique analytique et mécan. céleste.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY... T Pétrographie.
N..... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH..... T Physique
G. BRUHAT..... T Physique théorique et physique céleste.
E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE..... T Physique générale et radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique (P. C. B.).
L. DUNOYER..... T Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND.. T Botanique.
M. JAVILLIER..... T Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY..... T Physiologie comparée.
F. PICARD..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Henri VILLAT..... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie générale.
M. FRÉCHET..... T Calcul différentiel et calcul intégral.
E. ESCLANGON..... T Astronomie.
M^{me} RAMART-LUCAS T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.

FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P. C. B.).
De BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. JOB..... Chimie générale.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
PRENANT..... T Anatomie et histologie comparées.
VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES..... T Physiologie végétale.
GARNIER..... T Mathématiques génér.
PÈRES..... Mécanique théorique des fluides.
HACKSPILL..... T Chimie minérale.
LAUGIER..... T Physiologie générale.
TOUSSAINT..... Technique Aéronaut.
M. CURIE..... Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures
CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
GAULT..... Chimie (P. C. B.).
CROZE..... Recherches physiques
DUPONT..... T Théories chimiques.
LANQUINE..... T Géologie structurale et Géologie appliquée.
VALIRON..... Mathématiques génér.
BARRABÉ..... Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT..... Biologie animale (P. C. B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAVON..... Chimie organique.
G. DARMOIS..... Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
CHATTON..... T Biologie maritime.
AUBEL..... Chimie biologique.
Jacques BOURCART.. Géographie physique et Géologie dynamique.
M^{me} JOLIOT-CURIE.. Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL..... Biologie végétale (P. C. B.).
CABANNES..... Enseignement de Physique.
GRASSÉ..... Biologie animale (P. C. B.).
PRÉVOST..... Chimie (P. C. B.).
BOULIGAND..... Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

A MES PARENTS

A MA FIANCÉE

A MON CHER MAITRE

MONSIEUR LE PROFESSEUR PORTIER

Membre de l'Institut

*En témoignage de ma
respectueuse reconnaissance.*

A MONSIEUR LE PROFESSEUR TROUVELOT

*Qui m'a inspiré ces recherches
et dont les conseils éclairés m'ont
été si précieux au cours de ce
travail.*

INTRODUCTION

Une des conditions qui permet le développement maximum d'une espèce est l'absence ou l'atténuation temporaire du jeu du parasitisme freinant sa multiplication. Cette condition est souvent réalisée à la suite de cultures brusquement intensifiées, ou de l'introduction d'un insecte dans une aire géographique où il n'existait pas antérieurement. Dans les deux cas, l'espèce se multiplie anormalement pendant un certain temps, mais à un moment, un nouvel équilibre biologique intervient sous l'action des espèces concurrentes, ennemies, ou d'autres facteurs de mortalité, et le taux de pullulement se stabilise à nouveau.

Pour l'Homme, les problèmes qui se posent en présence de pullulements anormaux d'insectes nuisibles présentent deux ou trois aspects successifs. D'abord, il faut organiser coûte que coûte, une lutte immédiate contre le ravageur, et l'on a recours alors surtout aux traitements chimiques. Ensuite, sous le couvert de cette première organisation, on étudie de quelle manière une lutte biologique peut être renforcée, puis utilisée au mieux. L'une des voies souvent suivies à cet égard est la recherche, puis l'introduction d'insectes parasites ; si l'on a noté que certaines plantes sauvages étroitement apparentées aux plantes cultivées à protéger sont moins attaquées que celles-ci, on s'engage simultanément dans une seconde voie : la recherche de plantes cultivées dites « résistantes ».

Il existe de nombreux exemples de l'application de ces différentes méthodes de lutte contre les insectes qui vivent en biocénose avec l'Homme. Le *Leptinotarsa decemlineata* (Doryphore de la pomme de terre), Chrysomélien d'origine nord-américaine, pose actuellement en Europe le problème précité sous ses divers aspects.

Nous sommes redevables à la lutte contre le Doryphore par les insecticides d'avoir pu maintenir la production de la pomme de terre dans une très grande partie de notre territoire, en dépit de l'invasion

doryphorique. Cependant, les frais occasionnés par cette lutte renouvelée chaque année sont fort élevés pour les budgets agricoles (plusieurs dizaines de millions pour la France, en achats de produits et d'appareils, puis en pertes de journées de travail pour les agriculteurs), aussi importe-t-il de chercher une utilisation au mieux de la lutte biologique.

Dans ce sens, l'intensification maxima de l'action des ennemis naturels est poursuivie, et déjà l'introduction, puis la propagation de divers parasites américains du Doryphore se trouve en cours de réalisation.

L'utilisation de la résistance naturelle que présentent certaines Solanées tubérifères vis-à-vis de l'attaque doryphorique, vient, depuis quelques années, de prendre place parmi les occupations des laboratoires. Elle offre en effet diverses possibilités encourageantes, mises récemment en relief par les travaux conduits simultanément par des entomologistes et des génétistes. C'est à son étude que se rattachent les travaux que nous présentons ici.

Les recherches sur les plantes résistantes, coordonnées par notre premier professeur en Entomologie, M. TROUVELOT, qui s'est actuellement spécialisé sur ce sujet, nécessitent des études étendues et variées, lesquelles ont été réparties entre divers chercheurs français et allemands, opérant en liaison selon des accords réalisés sous l'égide du Comité International pour l'étude en commun de la lutte contre le Doryphore. Des travaux se rattachant à ce plan d'ensemble nous ont été confiés par M. TROUVELOT ; ils sont de nature anatomique, histologique et surtout physiologique. Leur but essentiel est d'apporter des premiers documents sur l'action interne qu'ont, sur le Doryphore, des alimentations exclusives avec des feuilles du *S. demissum*, Solanée tubérifère échappant aux dégâts de l'insecte, et choisie pour l'amélioration, par hybridations, des variétés actuelles de pommes de terre.

Les travaux comportaient, l'été, des élevages expérimentaux, des mesures physiologiques et des préparations de matériaux, l'ensemble étant réalisé au Laboratoire de Campagne du Doryphore (AHUN, CREUSE), ou à la Station Centrale de Zoologie Agricole de VERSAILLES. Pendant les autres mois, les études étaient poursuivies par l'examen détaillé des matériaux réunis, examen effectué au Laboratoire de Physiologie comparée de la Faculté des Sciences de PARIS et selon des accords réalisés entre M. TROUVELOT et M. le Professeur PORTIER.

L'étude que nous présentons a porté sur l'examen, chez le *L. decemlineata*, des diverses fonctions suivantes : nutrition, circulation sanguine, préparation et utilisation des réserves, reproduction. A notre regret, pour des questions de non-disponibilité d'un outillage approprié, là où le Doryphore existait, la respiration et l'étude du métabolisme de base n'ont pu être abordées (1). Nous espérons qu'il n'y a là qu'une question de délais et qu'il sera possible bientôt, de consacrer à ces importants sujets un travail d'autant plus détaillé qu'il sera alors plus exclusif.

Au début de l'exposé des recherches, nous avons cru utile de résumer en un premier chapitre les données biométriques fondamentales concernant l'insecte vivant sur *S. tuberosum* et qui étaient nécessaires pour l'étude des phénomènes envisagés ici.

Dans chaque chapitre, avant les études physiologiques proprement dites, nous avons dû placer un examen détaillé de l'anatomie et de l'histologie des organes s'y rapportant, car, dans la majorité des cas, les documents déjà publiés sur ces sujets devaient être regroupés puis complétés, surtout du point de vue histologique.

Nous espérons que les données nouvelles que nous aurons pu apporter aideront à mieux juger les possibilités d'utilisation de la résistance au Doryphore de certaines Solanées tubérifères, et contribueront à faciliter d'autres travaux, en particulier les tests sélectifs sans cesse plus rapides et plus sûrs, nécessités pour le triage des hybrides en cours de création et devant être examinés par milliers. Si, tout à la fois nous avons pu apporter une contribution à nos connaissances sur la physiologie générale des insectes et aider à l'obtention de plantes agricoles résistantes au Doryphore, plantes vivement souhaitées par les populations agricoles européennes, nous recevrons la meilleure récompense.

*
* *

L'exposé de nos recherches est pour nous l'occasion de rendre hommage à tous ceux qui nous ont accueillis, guidés, aidés.

L'expression de notre gratitude va tout d'abord à notre premier

(1) Le diaféromètre récemment mis au point par le Professeur Novons, et permettant des micromesures continues des quotients respiratoires, n'était pas disponible en France en 1938.

professeur de Zoologie, M. TROUVELOT, qui, en nous accueillant dans son laboratoire de campagne dès 1933, mais surtout à partir de 1935, a peu à peu orienté vers la recherche notre goût intuitif pour l'étude des insectes, nous a permis de débiter dans cette voie, puis d'avoir accès dans divers laboratoires et finalement de nous spécialiser selon nos préférences ; M. TROUVELOT a bien voulu aussi nous confier parmi les études qu'il a organisées une part difficile, mais combien attrayante, faciliter notre travail par des réalisations matérielles coûteuses, comme des élevages longs, méticuleux, et répétés, enfin nous favoriser la présentation, de ce mémoire comme Thèse de Doctorat, d'études. Nous sommes heureux de lui en exprimer ici notre très vive reconnaissance.

Notre second Maître fut le professeur PORTIER, auquel nous sommes redevables d'avoir pu, pendant quatre ans, travailler dans le Laboratoire de Physiologie comparée de la Faculté des Sciences de Paris, et d'avoir été initié aux études qui nous retiendront maintenant. L'accueil si agréable réservé, les enseignements constamment reçus nous ont aussi permis de conduire à bien la tâche envisagée, et c'est grâce à sa haute bienveillance que nous avons toujours eu, à Paris, un lieu de choix pour les études, avec d'excellentes conditions de travail et une atmosphère toute de cordialité.

Nous voulons également remercier le professeur MARCHAL, le professeur BLARINGHEM et M^{me} RANDOIN, pour l'attention qu'ils ont bien voulu nous prodiguer en toutes circonstances.

Notre condition matérielle fut grandement améliorée par l'obtention d'une bourse de la Caisse Nationale de la Recherche Scientifique, et nous adressons aux membres de la Commission, avec nos remerciements, l'expression de notre vive et respectueuse gratitude.

M. le professeur FEYTAUD, chargé de l'ensemble des travaux posés par la présence du Doryphore en France, nous a réservé le meilleur accueil et a suivi avec intérêt les études accomplies ; qu'il nous soit permis de l'en remercier vivement.

Nous présentons nos remerciements aux personnes travaillant au Laboratoire de Campagne du Doryphore ou à Versailles, et qui, à divers titres, nous ont facilité la tâche. MM. BEGUE, BREJOUX, CASTETS, CHEVALIER, DIXMERAS, DUPOUY, GOIX, GRISON, RAUCOURT, SCHAPER et ZELLKE (1).

(1) Les Services de Recherches Allemands ont, par l'intermédiaire des Docteurs SCHAPER et ZELLKE, venus travailler à la Section Allemande du Labora-

Nous avons rencontré dans le laboratoire de Physiologie du professeur PORTIER un personnel scientifique dévoué et amical et à qui nous sommes très heureux de dire nos remerciements et nos amitiés ; en particulier à M^{lle} DE RORTHAYS pour ses talents et ses précieux conseils d'histologiste ; à M^{lle} Anne RAFFY, à qui nous devons d'avoir appris les techniques d'analyse spectrophotométrique et de respiration, à M^{me} Andrée DRILHON, qui fut notre Maître en biochimie ; à MM. FONTAINE et GUIGNON qui nous ont apporté si souvent une amicale et précieuse collaboration.

Notre documentation scientifique fut complétée grâce à deux missions en différents laboratoires. L'une nous fut offerte par l'Institut Océanographique et comprit plusieurs séjours à l'Institut d'Histologie de la Faculté de Médecine de Lyon, chez le professeur POLICARD ; nous voulons lui dire ici, toute notre reconnaissance pour l'accueil si cordial et les enseignements précieux qu'il nous a prodigués. Nous associerons à ces remerciements M^{me} PILLET, assistante du professeur POLICARD, qui nous a si aimablement dirigé et initié à des techniques nouvelles.

L'autre mission, allouée par le Ministère des Affaires étrangères, nous permit, en tant qu'élève de l'Institut Français d'Amsterdam, de séjourner chez le professeur NOYONS, au Laboratoire de Physiologie de la Faculté de Médecine d'Utrecht (Hollande). Nous exprimons au professeur NOYONS, notre gratitude pour les judicieux conseils et l'obligeance avec laquelle il nous a ouvert son laboratoire et mis à notre disposition ses précieux appareils.

Que nos amis non encore cités : M^{lle} PIETTRE, M^{lle} MILLON, MM. CHAUMIER, SOUBEIRAN, les cinéastes Scouts de France, qui, à des titres divers, nous apportèrent un concours scientifique, une aide technique ou un secours moral, trouvent ici l'expression de notre reconnaissance.

toire d'Ahun, prêté à notre pays de nombreux types de *S. demissum* et d'hybrides de *S. demissum* et *S. tuberosum*. Ce sont sur ces plantes que la majorité des études ont été faites.

PREMIÈRE PARTIE

NOTES BIOMÉTRIQUES SUR LE DORYPHORE ÉVOLUANT SUR LE *SOLANUM TUBEROSUM* DANS LE CENTRE DE LA FRANCE

Les bases de la biologie et de l'écologie du *L. decemlineata*, ont été précisées pour la France par FEYTAUD et ses collaborateurs dans une série d'études (XIII) (1). TROUVELOT et GRISON (II) ont ajouté diverses remarques sur l'évolution de l'insecte en plein champ et dans la moitié nord de la France. Les caractères évolutifs observés en Amérique ont été résumés en 1930 par TROUVELOT (XLVII). Nous renvoyons à ces divers travaux pour tous les détails appropriés.

Nos études ayant été conduites à Ahun (Creuse) et à Versailles, pour les besoins du travail nous ne rappellerons ici que les caractères évolutifs fondamentaux présentés par l'insecte en 1937 et 1938, en ces deux localités, ou d'ailleurs ils se sont trouvés être très analogues, l'altitude de la région d'Ahun (450 m.) compensant une situation plus méridionale. De plus, nous nous bornerons au seul exposé des faits ayant rapport avec les recherches présentées par la suite.

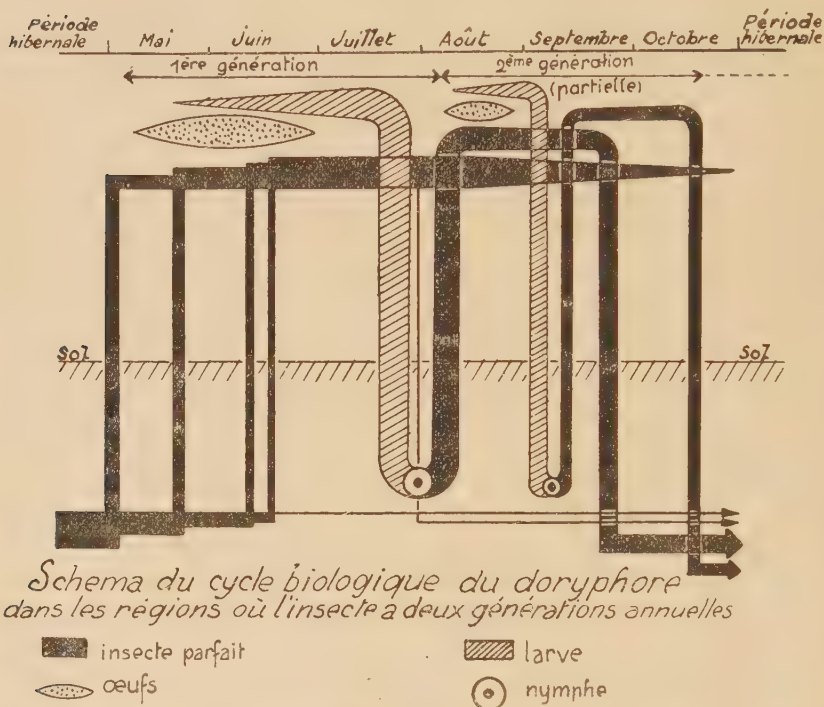
A. — CARACTÈRES FONDAMENTAUX DU CYCLE ÉVOLUTIF ANNUEL DU DORYPHORE

À Ahun et à Versailles, en 1937 et 1938, les insectes parfaits terminant leur hibernation (I. P. printaniers) sont sortis de terre surtout entre le 1^{er} mai et le 15 juin.

(1) Les chiffres romains correspondent à la bibliographie se rapportant uniquement au Doryphore ; ils sont groupés en fin du mémoire. Les chiffres arabes correspondent à la bibliographie de chaque chapitre.

Après son apparition printanière, l'insecte parfait mange avidement, puis pond. Les pontes ne commencent qu'après l'accomplissement des deux conditions biologiques suivantes : insectes sortis depuis plusieurs semaines au moins, et accouplements ayant commencé depuis une semaine. Les pontes qui fixent le début de la première

Graphique 1



génération se sont échelonnées sur des périodes de trois à quatre semaines en juin, avec une petite prolongation en juillet. Selon une remarque déjà faite par TROUVELOT (XLVIII), elles ne commencent à devenir nombreuses qu'après une alimentation copieuse des insectes pendant plusieurs jours et une élévation de la température moyenne de l'air au-dessus de 17°C.

L'éclosion des œufs se fait le plus fréquemment 5 à 10 jours après la ponte ; les larves, en 18 jours, atteignent leur taille maxima (juillet à Ahun et à Versailles) puis s'enfoncent en terre et se nymphosent. La phase souterraine dure en moyenne deux semaines, et en fin juillet et août, sortent de terre les « premiers insectes parfaits

d'été », qui sont les insectes de première génération au sens zoologique du mot, mais se rapportent à la seconde apparition d'adultes dans les champs.

Ces jeunes insectes, après s'être alimentés, s'enfouissent en grand nombre en cours d'été : certains peuvent pondre et ébaucher ainsi une deuxième génération qui, dans la nature, ne s'achève qu'exceptionnellement sous les climats examinés. les insectes parfaits qu'elle donne sortant de terre en fin de saison. à une époque où, la plupart du temps, il n'y a plus de feuillage de pomme de terre jeune capable de les nourrir avant l'hibernation. Cette constatation a été faite également par GRISON (XXVII) qui a abordé l'étude détaillée du cycle doryphorique en plein air à Ahun. Entre les mois d'août et d'octobre, les insectes entrent en terre et se mettent en état de repos hivernal, lequel est passé à une profondeur variant surtout entre 25 et 40 centimètres.

Pratiquement, le Doryphore, dans les climats où nous avons opéré, n'a qu'une génération annuelle, mais celle-ci peut être complétée par une petite amorce de seconde génération comprenant seulement des pontes et des larves normalement constituées.

L'évolution de l'insecte dans une région plus méridionale (deux générations complètes) est résumée dans le graphique 1. Sur ce graphique on voit qu'un certain nombre d'insectes printaniers peuvent se réenfouir en été pour une seconde hibernation et que d'autres (surtout les femelles) ne sortent de terre qu'après des délais de dix-huit mois ou plus (GIBSON, FEYTAUD, BREITENBECHER (XXVI)).

B. — LES DIVERS STADES ÉVOLUTIFS ; LEURS CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

a) LES INSECTES PARFAITS DE PRINTEMPS. — Les conditions de milieu qui agissent sur leur sortie sont la température (minimum de 10°C) et l'humidité. L'humidité est nécessaire à l'insecte qui se réhydrate après l'hiver ; d'après nos remarques, l'augmentation atteint de 20 à 30 % de la teneur en eau habituelle de l'insecte ; une petite partie de cette réhydratation se fait par voie buccale comme l'a indiqué FEYTAUD (XIV), la plus grande partie ayant lieu dans le sol.

La période d'alimentation qui suit la sortie des insectes est marquée par un accroissement de poids important, puis par la ponte ; nous avons observé une augmentation de poids de 15 % en 10 jours. Après avoir consommé 150 mm² de feuillage, des insectes ont donné en laboratoire leurs premières pontes. Nous avons noté qu'un couple au cours de sa vie printanière, consommait en moyenne 1.500 mm² de feuillage, dont 450 au moment des grandes pontes.

La durée de vie des insectes parfaits de printemps après leur sortie du sol est le plus souvent comprise entre 40 à 85 jours. Quelques insectes (10 %) après la première période d'alimentation et parfois après une ponte, se réenfouissent, phénomène également établi par GIBSON (XXVI) et GRISON (XXVII). La plus grande période de mortalité des insectes de printemps vient après les pontes ; les mâles meurent plus tôt que les femelles.

Caractères morphologiques. — En effectuant un grand nombre de mensurations, nous avons noté que le corps des insectes normaux variait entre les limites suivantes :

Mâles	Longueur = 7 à 10,5 mm.	Largeur = 4,5 à 9 mm.
Femelles	Longueur = 8 à 12,5 mm.	Largeur = 5,5 à 10,25 mm.

Les poids moyens relevés sont indiqués dans le tableau V.

La description originale du Doryphore faite par SAY ne fait aucune mention d'une différenciation morphologique des individus selon leur sexe ; TOWER (LVI) fait remarquer les caractères suivants : taille différente, femelle plus large que le mâle ; mâle allongé et plus petit. BRUNETEAU (III) décrit une fossette marquant le dernier segment ventral du mâle. PATAY (XXXIV) complète ces indications en mentionnant, chez la femelle, l'existence de deux lames chitineuses réunies par une membrane lâche qui ferme la moitié supérieure de l'orifice génital, ces lames étant criblées de petits orifices en rapport avec de nombreuses glandes sécrétant le produit qui soude les œufs à leur support.

Pour toutes les expériences biologiques, nous avons discriminé les individus des deux sexes en nous basant sur leur taille d'une part, sur leur poids d'autre part ; les erreurs de ce système étaient de l'ordre de 5 %, mais on évite avec lui les manipulations des insectes qui risquent de perturber le bon état physiologique de ceux-ci. Toutes les

fois où cela a été possible et pour les essais les plus délicats, les mâles et les femelles ont été déterminés en observant les accouplements.

Les accouplements. — Ils ont lieu aux heures ensoleillées de la journée et lorsque la température dépasse 18°C. En cage, un couple s'est accouplé tous les jours pendant 8 jours, puis tous les 2 à 3 jours, pendant la quinzaine suivante (FEYTAUD). Le pouvoir d'accouplement est très grand chez le mâle comme chez la femelle. Certaines femelles qui ont été fécondées à l'automne, peuvent pondre au printemps sans nouvelle fécondation.

La ponte. — Une femelle dépose en moyenne 700 à 800 œufs au cours de son existence ; on a enregistré quelques maxima de 1.622 et 2.461 œufs (FEYTAUD). D'une femelle à l'autre, la fécondité est extrêmement variable, ce qui oblige à utiliser un assez grand nombre d'individus pour tous les essais biologiques concernant la ponte.

Bien que nous n'ayons pas eu à prendre encore ce caractère en considération, il est utile de rappeler que JOHNSON et BALLINGER (XXIX) indiquent qu'en Amérique, la fécondité du Doryphore diminue avec le rang de la génération considérée et suit en décroissant les échelons 4 à 600, 3 à 500 puis 100 œufs (maximum).

TROUVELOT, DIXMERAS et GRISON (XLV) ont signalé un autre élément de variabilité de la ponte : l'âge et l'état de développement de la plante offerte aux insectes. Les pontes sont de beaucoup les plus nombreuses sur les plantes jeunes et en pleine phase de croissance, mais ayant au moins 15 centimètres de hauteur.

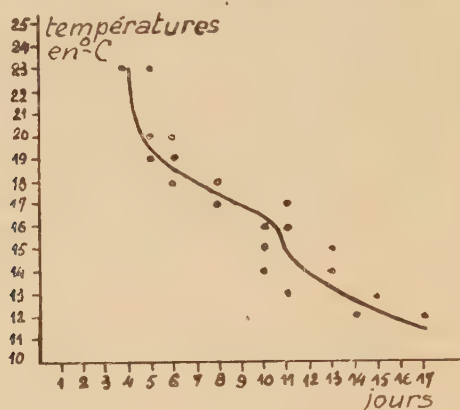
La femelle pond, en règle générale, sur la face inférieure des feuilles basses de la pomme de terre et le plus souvent sous la foliole terminale de la feuille. Cependant, 5 % des pontes sont, en plein champ, déposées ailleurs que sur cette Solanée, soit sur des plantes indifférentes, soit à même le sol (RILEY). Ces constatations se retrouvent en France.

Les œufs sont groupés par 25 ou 30 ; cependant d'après FEYTAUD certaines pontes atteignent 150 à 220 œufs. Au début du printemps les toutes premières pontes dépassent rarement un à deux œufs.

La cadence de ponte est variable ; en période d'ambiance favorable les repos entre chaque ponte ne sont que de 12 à 24 heures.

b) L'ŒUF ET L'INCUBATION DES ŒUFS. — Les vitesses d'incubation

à diverses températures observées sur des élevages en étuve, en boîtes de Petri aérées, sont données sur le graphique n° 2. Aucune éclosion n'a eu lieu au-dessous de 12°C. Le développement embryologique a été étudié par WHEELER en 1889 (LVII) ; nous ne l'avons pas réexaminé. Pour l'éclosion de l'œuf, nous renvoyons aux auteurs l'ayant décrite, notamment GIBSON, FEYTAUD, BRUNETEAU (III), mais nous



Graphique 2. — Vitesses d'incubation des œufs en fonction de la température.

ajouterons à leurs observations que les vitesses d'évolution des œufs d'une même ponte sont très hétérogènes ; ce détail qui se répercute sur la vie des larves d'une même ponte nous a semblé être parfois en relation avec des variations de l'état physiologique de l'insecte pondreur. C'est un point important pour nos études car, comme on le

TABLEAU I. — *Hétérogénéité des éclosions larvaires*

	Ponte A :	Ponte B :	Ponte C :
Nombre d'œufs	50	39	65
Nombre de larves écloses.....	31 (60 %)	15 (38 %)	35 (50 %)
Durée d'incubation de la majorité des individus	273 à 307 h.	288 à 307 h.	240 h.
Echelonnement des éclosions principales	34 h.	19 h.	—
Individus en avance	—	4	—
Durée de cette avancée.....	—	19 h.	—
Individus en retard	—	1	6 et 2
Durée de ce retard	—	28 h.	29 et 48 h.

verra par la suite, certaines alimentations accentuent considérablement cette hétérogénéité.

Des exemples de l'hétérogénéité des éclosions observées sur des pontes élevées en étuves à 18°C, ont été antérieurement cités par nous-mêmes (IV) ; nous les avons résumés dans le tableau I.

TABLEAU II

Définitions et durées moyennes des âges et phases larvaires

Ages	Phases	Activité de l'insecte	Caractères du corps	Durée phases jours	Durée âge jours	Alimentation par âge (cm ²)	n° Figure
1 ^{er}	a	Repos, la larve dévore seulement le chorion					1
	b	Circulation sur la feuille	apparition de 4 bandes pigmentées sur le dos, brunissement des plaques	1/2			2
	c	Alimentation végétale	gonflement de l'abdomen	3 1/2			3
	d	Repos avant la mue		1/2	4 1/2	0,25	
2 ^e	a	Repos puis circulation	abdomen ridé	1/2			4
	b	Alimentation	abdomen distendu et accentuation des taches et des bandes noires	1 1/2			5
	c	Repos avant la mue		1/2	2 1/2	0,45	
3 ^e	a	Repos	abdomen distendu ; couleurs brillantes rouge et noir	1			6
	b	Alimentation		2			7
	c	Circulation puis repos		1	4	2,45	
4 ^e	a	Repos		1/2			8
	b	Alimentation intense	abdomen distendu, couleur rouge	6 1/2			
	c	Circulation et enfouissement	corps aplati jaune orange	1			
	d	Repos pré-nymphal	jaune pâle	5	13	16,85	

TABLEAU III

Mensurations faites sur des larves au cours de leurs diverses phases biologiques (en mm. et en mmgrs).

Organe	1 ^{er} âge			2 ^e âge			3 ^e âge			4 ^e âge			
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	d
Tête Long. Larg. Coul.	0,25 0,6 jaune	0,5 0,6 noire	0,3 0,8 noire	0,4 1 noire	0,5 1 noire		0,15 1,5 noire	0,5 1,5 noire		0,25 2 noire	0,2 2 noire		
Thorax Long. Larg. Coul.	0,25 0,5 jaune	0,4 0,5 noire	0,4 0,75 noire	0,45 1 noire	0,5 1,2 noire		0,75 1,75 noire	1 2,3 noire		1,3 2,75-3 noire	1,3 3,5 noire		
Abdomen Long. Larg. Coul.	1,25 0,75 orange terne	1,25 0,6 jaune orange	2 1,25 rouge	1,7 1,5 rouge + noir	2-2,5 2 rouge sombre		3 2,5 rouge vif très brillant	5 3,5		3,75-4 4-4,75 rouge sombre	6,5 5 rouge orange brillant		Larve recroquevillée aplatie jaune orange terne
Poids	0,45	0,6	2 mmgr	3	5-6	9-10	25	30	35-40	50-55	60-150	150-180	160-170
Longueur totale	1,75	2	2,5	2,6	3-3,5	3,7	3,75-4	6,5	6,5	5-5,5	7,5-8	7,5-8	6,5-7
Largeur totale...	0,5	0,5	1,25	1,5	1,5	2	2,5	3,5	3,5	4,5-4,75	5	5	7 à 8



Figure 1.
1^{er} Age a.



Figure 2.
1^{er} Age b.



Figure 3.
1^{er} Age c.



Figure 4.
2^e Age a.



Figure 5. — 2^e Age b.

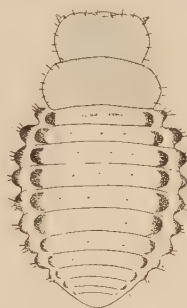


Figure 6. — 3^e Age a.

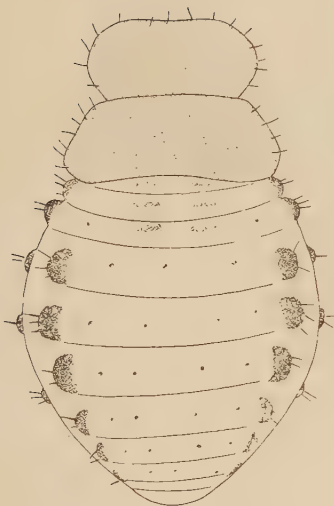


Figure 7. — 3^e Age b.

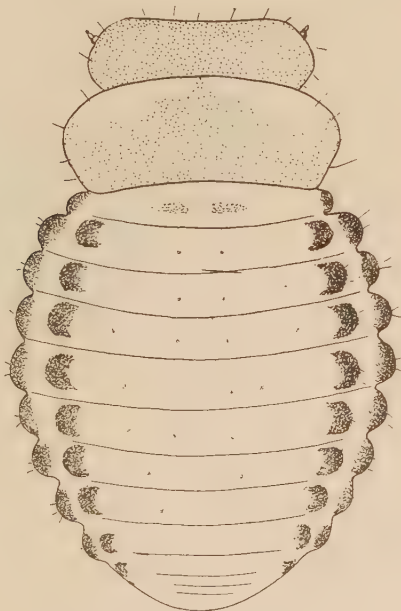


Figure 8. — 4^e Age a.

Grossissement : $\times 10$. Binoculaire Zeiss.

Ce relevé indique nettement la présence d'individus retardataires ou en avance au moment des éclosions générales, mais précise que les décalages présentés ne dépassent pas 48 heures et ne concernent pas plus du quart des individus vivants.

c) LA LARVE. — On compte quatre âges larvaires, chacun ayant été divisé pour les besoins des recherches faites au laboratoire d'Ahun, en diverses phases, dont nous rappellerons les caractères et que nous avons dessinés par ailleurs. C'est en effet par un contrôle soigneux des âges que l'on apprécie, sur des durées d'essais relativement courtes, les vitesses de développement du Doryphore en fonction de l'alimentation ; le même contrôle est également indispensable pour bien définir les insectes utilisés dans chaque expérience.

Dans les tableaux II et III, nous donnons successivement les définitions biologiques des phases, la durée de celles-ci à la température moyenne de 18°C, les appétits et les dimensions moyennes des individus. Le tableau V, donne les poids à la fin de chaque âge et le tableau III le détail des mensurations pour les diverses phases.

Les vitesses de développement larvaire varient avec la température : en voici un exemple pour des élevages faits en boîtes de Petri, sur folioles et en étuves (tableau IV). L'appétit des larves dépend aussi de la température ; au-dessous de 13°C., toute alimentation cesse.

Au point de vue de l'aspect du corps on peut noter que, aux phases *a* des divers âges, la tête des larves paraît en général très forte par rapport à l'abdomen qui est ridé, ramassé. A la phase 4^e âge *a*, le corps rappelle un parallépipède avec un volume pour la tête et le thorax voisin de celui de l'abdomen. De plus, à ces phases, le vaisseau dorsal est peu visible contrairement à ce qui a lieu pour les phases *b*. Dans celles-ci, l'abdomen est distendu, luisant.

En ce qui concerne les alimentations, au premier âge, la larve fait surtout des broutages, par petites plaques, sur l'épiderme inférieur des feuilles ; il y a, à la phase *a* du même âge, cannibalisme fréquent, surtout en périodes froides, les larves les premières écloses dévorant les œufs voisins et devenant alors anormalement grosses (ces larves ont été rejetées dans nos essais) (Voir fig. 9).

Pendant le premier âge, les larves restent groupées au voisinage des pontes ; elles gagnent les pousses terminales des plantes surtout

au début du second (épuisement des réserves vitellines ; commencement de formation de nouvelles réserves). Le second âge est, à divers points de vue une période critique. Il correspond aussi au moment où l'insecte paraît très sensible à l'action des plantes.

TABLEAU IV. — Développement larvaire à diverses températures

Age des larves :	Durée du développement :		
	à 15°C	à 18°C	à 24°C
2 ^e	3 jours	2 jours 1/2	1 jour 1/2
3 ^e	4 jours 1/2	4 jours	3 jours
4 ^e	9 jours	8 jours	5 jours

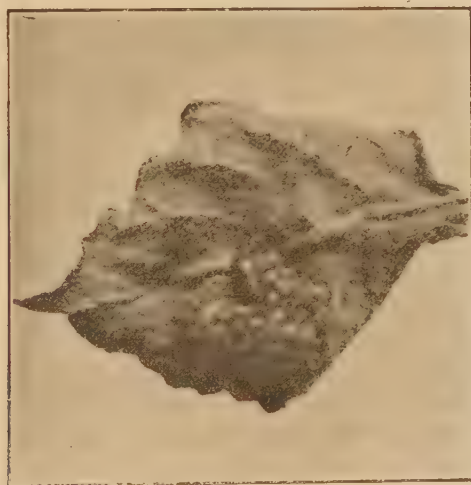


Figure 9. — Cannibalisme : une larve précocement éclosée, mange les œufs voisins et devient anormalement grosse.

Les larves du troisième âge sont commodes à manipuler, ont un grand appétit, ce qui en fait un matériel de choix utilisé pour un grand nombre d'expériences.

Avec le quatrième âge se développe l'alimentation la plus élevée et l'emmagasinement massif des réserves utilisées plus tard, lors de

la nymphose. La sensibilité à l'action des plantes est grande ; les plantes peu favorables à l'insecte déterminant surtout un allongement de la phase *b*. Au moment de la phase *c*, les organes génitaux se développent, les substances de réserve se modifient, la graisse enrobe tous les organes, le tube digestif se vide (voir fig. 34, p. 153). Le vaisseau dorsal ne se distingue plus que très difficilement.

Sur le sol, l'insecte circule jusqu'à ce qu'il ait trouvé une crevasse ou une zone meuble. L'enfouissement se fait le plus souvent au pied de la plante, mais en période de sécheresse, avec sols durs, la circulation peut s'étendre sur plusieurs mètres de distance.

La profondeur d'enfouissement des larves, observées sur des lots de 100 individus mis en pleine terre, a été comprise entre 3 et 6 centimètres, lorsqu'il s'agit de sols meubles, d'origine granitique et moyennement humides. Elle a atteint 8 et 12 centimètres dans les sols analogues, mais secs en surface ; enfin elle a été réduite à 0 cm. 5, dans les terres compactes et humides (argile). En sol très humide, nous avons observé des nymphoses en surface. On a l'impression que la larve semble rechercher une certaine fraîcheur, en évitant toutefois les nappes d'eau.

La durée du cheminement des larves dans le sol est, en moyenne, de 35 heures.

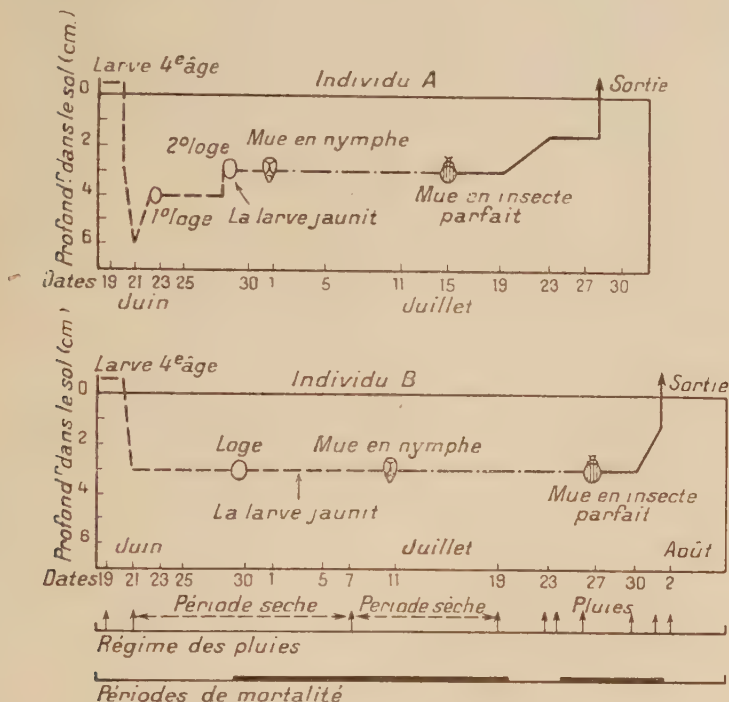
Si les conditions de milieu sont défavorables, la période prénymphale peut s'étendre jusqu'à 12 et même 17 jours (saison froide et pluvieuse).

Rappelons, ainsi que l'a signalé TROUVELOT (XXXVIII), qu'il semble exister chez les larves du Doryphore un instinct « moutonnier », une tendance de celles-ci à se grouper en foule. Ainsi, si l'on éparpille 10 à 15 larves sur une plante, le lendemain, elles se seront groupées par deux ou trois. En bocal, si on place deux larves sur un même rameau, elles seront toujours à proximité l'une de l'autre, se groupant sur la même feuille.

Les larves, surtout celles du 3^e âge, réagissent aux vibrations en relevant la tête et les deux premières paires de pattes qu'elles agitent alors ; si les larves sont groupées, elles opèrent synchroniquement. Ces réactions ont été utilisées pour faire certains tests de plantes dont nous parlerons dans un mémoire ultérieur.

d) LA NYMPHE. — Elle n'offre rien de particulier à retenir pour nos études.

e) INSECTES PARFAITS D'ÉTÉ. — (Insectes issus de la génération larvaire printanière). Le moment de sortie de l'insecte parfait d'été semble régi par la température, mais surtout par l'humidité du sol (voir graphique n° 3).



Graphique 3. — Évolution souterraine de deux insectes pendant la nymphose. On note une certaine hétérogénéité entre les individus.

En attendant sa sortie, l'imago passe par une phase de repos qui peut durer de 2 à 8 jours si l'on se trouve en juillet et s'allonger au fur et à mesure que l'époque de transformation est plus tardive. En fin de saison, nous avons vu des insectes formés normalement le 10 septembre, ne pas être encore sortis le 2 octobre.

Dès la sortie du sol, l'insecte monte sur des plantes et se met à manger. Le durcissement des élytres et la chitination générale ne peuvent s'accomplir qu'après une alimentation d'au moins 100 mm², ce qui a lieu en général dans les 48 heures. Cette période de vie de l'insecte offre une phase sensible, intéressante pour l'étude de l'action des plantes données comme aliments.

Après le durcissement de la chitine, les accouplements peuvent commencer et une alimentation abondante se poursuit. Toutefois deux formes se présentent pour celle-ci. Lorsque la sortie de terre de l'imago a lieu en période froide ou anormalement sèche, l'insecte mange rapidement et s'enfouit en de brefs délais. Il peut le faire après une consommation de 300 à 500 mm² de feuillage, mais, le plus souvent, il mange pendant 8 à 9 jours environ 300 mm² par jour, et il ne s'enfouit qu'après avoir dévoré près de 2.000 et 2.500 mm² de feuillage.

Si, au contraire, les conditions écologiques sont moins extrêmes, certains insectes, après s'être accouplés, commenceront à pondre. Leur alimentation se répartit sur un temps beaucoup plus long, deux mois par exemple, mais atteint un total analogue à celui précité (voir graphique n° 13).

TABLEAU V. — *Poids moyen des insectes*
au cours de leurs principales phases biologiques (en grammes) (1)

	Mâle :	Femelle :
1. <i>Insecte parfait printanier</i> :	0,12	0,14
moment sortie du sol.....	0,14—0,15	0,18—0,20
période des accouplements et des pontes...	0,13	0,16
période de vieillissement.....		
2. <i>Œuf</i> :	0,0006	
3. <i>Larve</i>		
1 ^{er} âge (à la fin de chaque âge).....	0,002	
2 ^e âge	0,009	
3 ^e âge	0,040	
4 ^e âge	0,180	0,220
4. <i>Nymphe</i> : début.....	0,150	0,180
5. <i>Insecte parfait d'été</i> :		
à l'éclosion.....	0,100	0,130
période d'alimentation.....	0,140	0,160
entrée en hibernation	0,160	0,176
hibernation (fin)	0,120	0,146

L'entrée en hibernation proprement dite commence en octobre et elle n'a lieu qu'après une alimentation copieuse (300 mm² minima). Cette phase intéressante pour nos études, a été observée en détail

(1) Élevage en plein air dans les conditions naturelles.

pour les conditions de l'Amérique, par TOWER (LVI) BREITENBECHER (II) et FINK (XXIII). Nous l'avons examinée dans un travail fait en collaboration avec DRILHON (V) et nous y reviendrons au chapitre du métabolisme de l'eau. Dès à présent il y a lieu de rappeler que la possibilité d'hiberner est, chez les invertébrés, liée en grande partie à l'abaissement du point de congélation du milieu intérieur, propriété dépendant d'une déshydratation automnale progressive. La phase pendant laquelle ces phénomènes se déroulent a beaucoup d'intérêt dans l'étude des actions des plantes consommées.

C. — MORTALITÉ DES INSECTES A LEURS DIVERS STADES ÉVOLUTIFS

Les constatations faites sur le devenir d'un grand nombre de pontes nous ont conduit à prendre comme type moyen de mortalité, pour les conditions où nous effectuons la majorité des élevages, l'exemple suivant :

TABLEAU VI. — *Mortalité à divers stades*

	Individus vivants au début de chaque âge :	Individus morts pendant chaque âge :
Ceufs (ponte de 54 œufs) ..	54	6 non éclos (4 %)
Jeunes larves (1 ^{er} âge) ...	48	2 (5 % par rapport aux œufs)
Larves 2 ^e âge	46	3 (6 %)
Larves 3 ^e âge	43	9 (17 %)
Larves 4 ^e âge	26 (46 %)	8 (15 %)
Total des morts pendant la vie aérienne.....		28 (54 %)

Le taux de mortalité pendant la vie souterraine oscilla dans nos essais entre 37 et 57° ; la mort a été causée, dans la majorité des cas, par le développement d'un champignon connu, le *Beauveria effusa* VUIL. (XVI), champignon se développant surtout pendant la vie nymphale proprement dite ; voici quelques chiffres à cet égard correspondant à des larves mises dans des caisses profondes, à fond grillagé,

enfouies dans le sol, contenant une terre très humique, et placées sous bois. La température du sol variait entre 13 et 15°C.

TABLEAU VII. — *Mortalités dues au Beauveria*

	Lot A :	Lot B :
Nombre des larves mises en observation	50	100
Nombre des insectes parfaits sortis vivants	33 (66 ‰)	43 (43 ‰)
Nombre des insectes morts desséchés	1 (2 ‰)	3 (3 ‰)
Nombre des nymphes envahies par le <i>Beauveria</i> ..	13 (26 ‰)	46 (46 ‰)
Nombre des larves desséchées.....	3 (6 ‰)	8 (8 ‰)

Les mortalités des insectes pendant l'hibernation en plein air, sont élevées ; nous les avons trouvées la plupart du temps comprises entre 50 et 60 % pour les individus placés dans de grandes caisses, sous bois, auprès du Laboratoire d'Ahun.

DEUXIÈME PARTIE

LE SYSTÈME DIGESTIF L'ALIMENTATION ET LA DIGESTION

CHAPITRE PREMIER

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DU TUBE DIGESTIF

Les études anatomiques sur la larve et l'insecte parfait ont été commencées par BOUHNOL (I) pour le premier stade et BRUNETEAU (III) pour le second. En partant des observations faites par ces auteurs, nous avons cherché à ajouter des compléments sur la topographie et la nature du tube digestif, grâce à de nombreux examens histologiques. La constitution des cellules a pu être étudiée dans divers cas, ainsi qu'une partie de l'évolution des tissus au cours des processus de la croissance.

Nous nous sommes bornés aux seules études topographiques et histologiques fondamentales pour la compréhension du mécanisme de la digestion et c'est aussi à dessein que les caractères anatomiques généraux se rencontrant chez la majorité des Coléoptères, et à plus forte raison chez les insectes en général, ont été laissés de côté.

Rappelons, pour mémoire, que les études classiques sur le tube digestif des insectes, parues depuis 1900 sont celles de DE ROUVILLE (27), LÉGER et DUBOSQ (16), BORDAS (4), DEEGENER (8), POYARKOFF (24), PORTIER (23), ROLLAND (26). Leurs conclusions sont reprises dans un travail d'ensemble, auquel nous renvoyons, pour la bibliographie détaillée, publié par BOUNOURE en 1919 (5) et concernant plus spécialement le tube digestif des Coléoptères. Nous avons trouvé des indications utiles dans les travaux de THOMAS (32) se rapportant au

genre *Sciara*, d'AUBERTOT (1) sur les membranes péritrophiques ; dans ceux de HODGE (15), de WOODRUFF (35), et de STUART (29) sur les Orthoptères ; dans ceux de HENSON (14) sur les Lépidoptères ; de PESSON (21) sur les Pseudo-Coccines, enfin de GREEN (12) sur les *Vespa*.

Nous-mêmes, avons apporté une contribution à l'étude du tube digestif d'un Lépidoptère : l'*Ephestia Kuhniella* (7).

Pour ce qui concerne l'histophysiologie du tube digestif, et en particulier la sécrétion, la régénération cellulaire et l'absorption, nous nous sommes basés sur les études de BOCOJAWLENSKY (3) sur les *Notonecta* ; de BUCHMANN (6) sur les *Pyrausta* et surtout sur l'important et remarquable travail de MILLOT (18) sur les Aranéides ; nous avons consulté aussi les études de TAHIR (30) et TCHANG-YUNG-TAI (31) sur le tube digestif de *B. mori* et de *Galleria mellonella*, de MONTALENTI (20) sur la perméabilité des membranes péritrophiques, de DIAS-AMADO (a) sur la régénération de l'épithélium intestinal, de ROESLER (25) sur les Tiques, et de BERETTA (2) sur l'intestin moyen des Orthoptères.

A. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES.

Nous nous sommes adressés aux fixateurs classiques : BOUIN, BOUIN-HOLLANDE, DUBOSQ-BRASIL, mais nous avons employé le plus souvent le formol neutre salé. Les inclusions furent faites à la paraffine, et les colorations des coupes à l'hématoxyline au fer de HEIDENHEIN. Dans de nombreux cas, nous avons fait appel aux colorations trichromiques, en particulier à celles de MILLOT et de PRENANT.

Pour les jeunes larves dans lesquelles les prélèvements d'organes étaient trop délicats à réaliser, nous avons procédé par coupes *in toto* en série, après utilisation d'une technique spéciale de ramollissement de la chitine, basée sur les propriétés physico-chimiques d'un savon. Cette méthode, mise au point par GUIGNON (13) comporte : un lavage des pièces à l'eau, puis une mise en macération de celles-ci pendant un temps variant plusieurs jours et plusieurs mois dans un savon fabriqué comme suit :

Huile d'olive	100 cm ³
Lessive de potasse pure à saturation	52 cm ³
Alcool à 95°	100 cm ³

l'ensemble saponifié au cours d'une agitation, est complété par :

Alcool à 95°	400 cm ³
Eau distillée	348 cm ³

La macération des pièces dans ce savon terminée, on procède au lavage de celles-ci dans l'alcool à 90°, puis à une déshydratation progressive pour les alcools successifs, avec, en dernier lieu, passage dans l'alcool absolu additionné de chloroforme, puis dans le chloroforme pur ; l'inclusion à la paraffine termine la préparation.

La méthode possède le gros avantage de ne nécessiter aucune préparation compliquée et de donner des pièces pouvant demeurer indéfiniment dans le savon précité sans se durcir, ni s'altérer. Elle évite en outre l'emploi de techniques, comme celle du benzoate de méthyle avec inclusion au collodion, qui nous ont donné des résultats équivalents pour un travail beaucoup plus long.

B. — DISPOSITION ET FORME GÉNÉRALE DE L'APPAREIL DIGESTIF.

Chez le Doryphore, comme chez tous les insectes broyeurs végétariens, le tube digestif est relativement long. La disposition est analogue chez l'imago et la larve, mais la longueur atteint 35 à 40 mm. pour le premier stade, contre 20 à 22 mm. pour le deuxième (Larve du 4^e âge).

Le tube digestif occupe presque toujours à lui seul l'ensemble de la cavité abdominale, avec exception au moment de la ponte, lorsque les organes génitaux sont très développés.

L'œsophage, court et étroit, se prolonge par un jabot légèrement renflé : l'intestin moyen est de beaucoup l'élément le plus gros ; de couleur brune ou verdâtre il s'étend sur les deux tiers de la largeur du corps, et fait une boucle en se repliant sur sa gauche au niveau du 9^e segment. L'intestin postérieur fait également une boucle dans le même sens et se termine par une petite ampoule prérectale. Les détails topographiques externes, les proportions relatives des divers organes se trouvent indiqués sur les figures nos 10 et 11.

Le rapport de longueur entre l'intestin moyen I. M. et l'intestin total I. T. est pour l'imago et la larve agée de : $\frac{IM}{IT} = \frac{1}{2}$; c'est le rap-

port habituel rencontré chez les Coléoptères phytophages (BOUNOURE) chez la larve du premier âge ou du début du deuxième âge, l'intestin moyen est plus long et le rapport devient $\frac{IM}{IT} = \frac{2}{3}$.

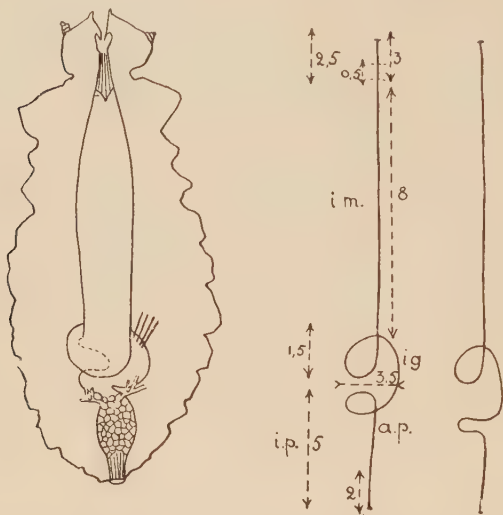


Figure 10. — Disposition du tube digestif chez la larve du 4^e âge. Schéma des proportions relatives des diverses parties du tube digestif larvaire.



Figure 11. — Tube digestif déroulé de l'imago.

Les dimensions des diverses parties du tube digestif obtenues lors de nos observations sont consignées dans le tableau VIII.

TABLEAU VIII. — Mensurations faites sur le tube digestif

Intestin antérieur	Larve 1 ^{er} âge		Larve 4 ^e âge		Imago	
	Long. en μ	Diam. intér. en μ	Long. mm.	Diam. mm.	Long. mm.	Diam. mm.
Pharynx	—	80 à 100	1	0,5	1	1
Jabot.....	100 à 150	60	1,5	0,5	3 à 4	2 à 3
Jonction avec l'I. M.....	—	80	1	0,5 à 1	1	1
Intestin moyen ..	500	400	10	2	15	2 à 3
Intestin postérieur	—	112	6 à 7	0,5	15	1

C. — ÉTUDE DÉTAILLÉE DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR OU STOMODŒUM

a) **Étude anatomique des pièces buccales.** — Ces organes et surtout leur musculature, ont fait l'objet d'une étude un peu détaillée, en raison de leur rôle joué dans l'alimentation, et parce qu'ils offrent un exemple de dispositions anatomiques intéressantes à préciser. La description se rapporte à la larve du 4^e âge.

Le *labre* ne présente pas de particularités à noter pour nos études.

Les *mandibules* sont fortes, armées de dents au nombre de 5 chez la larve et de 3 chez l'adulte ; leur plan et leur section sont triangulaires (voir fig. 12).

Les mandibules s'articulent sur deux condyles formant charnières ; chez la larve, elles présentent deux pointes proéminentes s'imbriquant dans une petite cupule, creusée dans deux apophyses des joues et séparées par une petite arcade. Une liaison en chitine souple maintient l'articulation. L'ensemble du dispositif est représenté sur la figure 13.

Chaque mandibule est mue par trois touffes musculaires qui viennent s'insérer sur chacun des trois côtés du triangle de base de la mandibule. Ces muscles, très volumineux, occupent en arrière et latéralement toute la partie supérieure de la boîte crânienne. Leur disposition ainsi que leurs points d'attache sont les suivants :

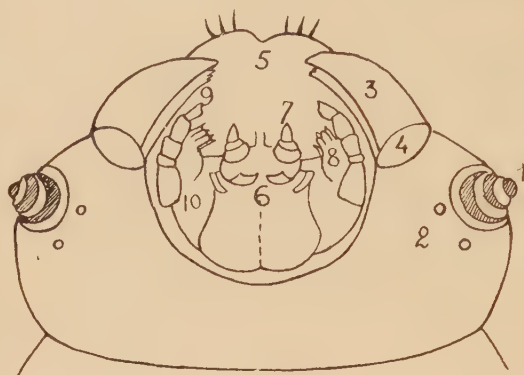
Muscles mandibulaires	Point de fixation sur la mandibule	Point de fixation sur la voûte crânienne
1 ^{re} Touffe.....	Bord externe supérieur	Partie supérieure de l'épicrâne
2 ^e Touffe	Bord externe inférieur	Un peu en arrière des antennes
3 ^e Touffe	Bord interne	Partie supérieure de l'épicrâne

La disposition des muscles est la même chez la larve et l'imago, sauf, ainsi que BRUNETEAU (III) l'a déjà indiqué, que l'insertion des trois touffes musculaires se fait pour ce dernier stade sur une lame chitineuse et non sur la voûte crânienne.

Les mâchoires et la lèvre inférieure. — Si l'on enlève avec un scalpel la partie supérieure du crâne de la larve, on voit apparaître au niveau

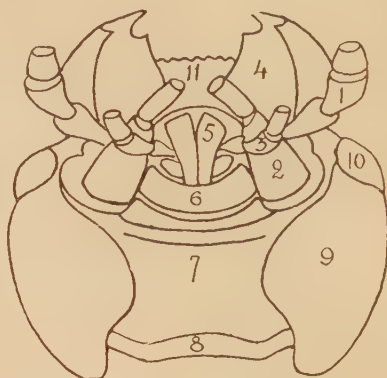
Larve

Vue centrale



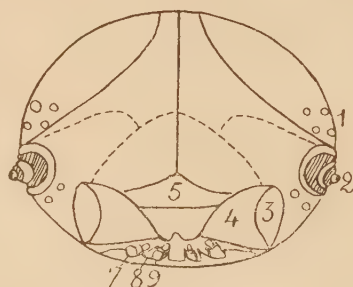
1. Antenne.
2. Ocelle.
3. Mandibule.
4. Condyle.
5. Labre.
6. Labium.
7. Palpe labial.
8. Lacinia.
9. Palpe maxillaire.
10. Maxillaire.

Imago



1. Palpe maxillaire.
2. Palpe labial.
3. Galea.
4. Mandibule.
5. Prolongement médian.
6. Labium.
7. Mentum.
8. Sub-mentum.
9. Maxillaire.
10. Condyle.
11. Labre.

Vue de face.



1. Ocelle.
2. Antenne.
3. Condyle.
4. Mandibule.
5. Clypeus.
6. Labre.
7. Palpe maxillaire.
8. Palpe labial.
9. Labium.

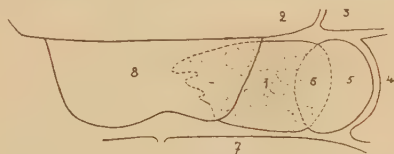


1. Antenne.
2. Gél.
3. Epicrâne.
4. Epistome.
5. Labre.
6. Mandibule.
7. Palpe maxillaire.
8. Prolongement médian.
9. Palpe labial.

Figure 12. — Étude des pièces buccales.

de la bouche, l'ouverture du pharynx, semblable à une gouttière bordée de chitine noire. En prélevant cette gouttière à la pince, l'ensemble des muscles de la lèvre inférieure apparaît.

Ces muscles s'insèrent sur une lame chitineuse spéciale que BOUHNIOL (1) a appelée la *commissure cérébrale transversale*. Il en part trois faisceaux musculaires : un faisceau très gros qui va se fixer à la lèvre supérieure proprement dite, avec la majorité de ses muscles dans le menton, et deux autres faisceaux de deux muscles, qui vont s'insérer chacun à la base des palpes labiaux.



Articulation de la mandibule chez la larve.

1. Mandibule ; 2. Clypeus ; 3. Tête ; 4. Antenne ; 5. Repli chitineux fixe de la mandibule ; 6. Repli chitineux souple de la mandibule ; 7. Labium ; 8. Labre.



Muscles moteurs des mandibules.

A gauche : Larve.

A droite : Imago.

Figure 13.

En outre, chaque mâchoire est pourvue de trois faisceaux musculaires venant de la base du crâne et qui tapissent la partie inférieure de la cavité crânienne ; deux de ces faisceaux sont parallèles et partent l'un de l'occiput pour aboutir au lacinia, l'autre un peu en arrière des ocelles, sous le faisceau des mandibules, pour aboutir au palpe maxillaire. Le troisième s'attache à la commissure et aboutit au sous-maxillaire.

Les mouvements du pharynx sont commandés par trois faisceaux musculaires spéciaux qui s'attachent à la voûte crânienne et vont se fixer en avant des ganglions cérébroïdes. Le faisceau central est formé de sept muscles s'insérant sur la lame épicertrale.

Le dispositif d'ensemble est le même chez la larve et l'imago mais quelques détails changent avec les stades : les muscles qui chez la larve aboutissent aux lacinias, s'adaptent, chez l'imago aux galeas.

b) Étude anatomique et histologique de l'œsophage. — Le pharynx. — Le tube digestif présente à l'emplacement du pharynx un aplatissement de sa lumière interne dans le sens dorso-ventral.

Le pharynx est tapissé intérieurement par une intima chitineuse dont l'épaisseur atteint 2 à 3 μ chez la larve et 5 à 7 μ chez l'imago. Cette intima présente à l'origine de la cavité buccale une série de prolongements acérés en forme de dents aiguës ayant 3 à 5 μ de long. Au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans l'œsophage, ces prolongements s'allongent, se rétrécissent, se transforment en poils groupés en petites brosses par deux ou quatre. Les poils ont de 7 à 8 μ de longueur et sont inclinés dans le sens de l'introduction des aliments. Cette disposition se rencontre également chez l'imago, cependant à ce stade les brosses pileuses font place à une série de poils isolés et sans ordre apparent.

L'épithélium qui fait suite à cette intima, est réduit à une couche cellulaire de 20 à 30 μ d'épaisseur formé de cellules régulières à gros noyaux ayant environ 5 μ de diamètre et très chromatiques. Nous n'avons jamais observé de mitoses dans ce tissu.

Une coupe transversale du pharynx révèle un épithélium formant une série de replis serrés, au nombre de six, situés latéralement et qui s'avancent les uns vers les autres, en bouchant à peu près complètement la lumière centrale. Celle-ci est réduite à 5 ou 10 μ dans sa plus grande largeur et son aspect est celui d'une étoile à 4, 5 ou 6 branches selon l'épaisseur des replis.

Dans sa partie extérieure, l'épithélium est bordé par une épaisse tunique musculaire d'environ 20 à 25 μ de diamètre, dans laquelle on distingue deux assises de fibres musculaires striées, l'une interne et discontinue formée de fibres longitudinales, l'autre externe très importante et composée de fibres circulaires.

On trouve parfois entre l'œsophage proprement dit et son enveloppe musculaire, des petits paquets de cellules adipeuses.

Le *jabot* commence peu après le passage du tube digestif par le trou occipital et chez l'imago, il forme une petite ampoule très visible. Avec lui disparaissent les replis très caractéristiques du pharynx, les poils internes, et les muscles circulaires se raréfient.

La jonction des intestins antérieurs et moyens se fait au niveau postérieur du prothorax. et présente chez la jeune larve, un renflement particulier qui ne peut être assimilé à un gésier fonctionnel, mais qui en a toute la constitution morphologique.

On distingue en cet emplacement quatre bourrelets qui débordent dans l'intestin moyen d'environ 40 μ . La tunique musculaire se compose de muscles longitudinaux qui se prolongent dans le bourrelet avec quelques muscles circulaires. L'épithélium augmente d'épaisseur et on assiste à une transformation des cellules qui se rétrécissent et s'allongent ; leurs noyaux sont très peu chromatiques.

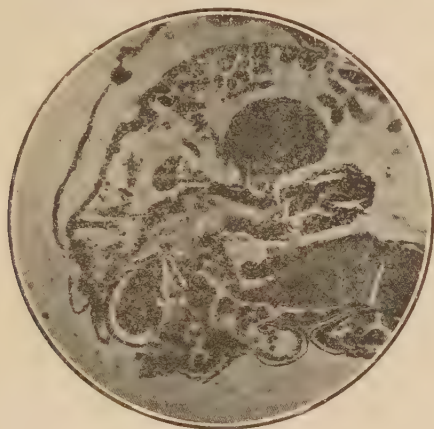


Figure 14. — Coupe longitudinale de la tête, montrant le passage de l'intestin antérieur entre les masses cervicales et sous-œsophagiennes. En avant de celles-ci remarquer le ganglion frontal.
Ocul. 6 $\times$ Obj. 10 ; Siebert.

C'est au niveau de ce bourrelet que l'on observe l'inversion des assises musculaires, les fibres circulaires devenant internes et les fibres longitudinales externes.

Chez les larves du 4^e âge il n'y a plus de traces des bourrelets. Les cellules de ce tissu ont regressé et ne se distinguent que très difficilement les unes des autres ; néanmoins elles ont conservé la propriété d'être difficilement colorables par les éléments basiques.

Au stade d'imago on retrouve des caractères tout à fait analogues mais avec la présence des bourrelets ; ceux-ci ne semblent pas avoir qualité de sphincter isolant les deux intestins (valvule œsophagienne non fonctionnelle).

D. — ÉTUDE DÉTAILLÉE DE L'INTESTIN MOYEN OU MESENTERON

L'intestin moyen de la larve et de l'adulte est souvent caché sous des lobules adipeux et sous les tubes de Malpighi, parfois sous les organes génitaux. Sa surface est parcourue par de très nombreuses trachées.

Chez la larve, l'intestin moyen apparaît anatomiquement de structure uniforme. Il n'en n'est pas de même chez l'insecte parfait chez qui on peut aisément différencier deux parties. La première, que nous appellerons le méso-intestin antérieur, est dilatée en ampoule dont les dimensions sont environ de 5 mm. pour la longueur, de 2 à 3 mm. pour le diamètre dans sa partie la plus large. C'est dans cette partie que nous distinguons à l'œil nu de très nombreuses petites vésicules qui font saillie sur la paroi externe, donnant au tube l'aspect d'un tissu eczémateux. Les éléments musculaires qui tiennent peu de place dans cette partie de l'intestin, apparaissent ainsi en saillies régulières, formant des bandelettes et le méso-intestin antérieur peut avoir l'air, très imaginativement, d'une momie dans ses bandelettes.

Histologiquement, d'importantes différences existent entre la larve et l'imago, malgré divers points communs.

a) Structure histologique de l'intestin moyen chez la larve. — En coupe transversale, l'intestin moyen montre un épithélium très développé, dont la paroi interne, celle qui borde la lumière centrale, a un aspect légèrement ondulé. A la base de l'épithélium se trouve une fine couche conjonctive, puis une mince assise musculaire comportant des fibres annulaires et des fibres longitudinales.

L'épithélium est formé de longues cellules cylindriques serrées les unes contre les autres, avec un pied aminci et le sommet légèrement dilaté. Leur taille moyenne oscille entre 35 et 70 μ , selon l'âge de la larve. Au quatrième âge, ces cellules sont particulièrement hautes et dans le méso-intestin antérieur, les replis qu'elles forment sont très développés.

La cellule épithéliale a un protoplasme très dense, surtout dans la région qui entoure le noyau. Ce protoplasme paraît filamenteux à sa base, le sommet ayant au contraire un aspect clair avec des mailles

protoplasmiques plus visibles. Les noyaux ont de 8 à 10 μ . de diamètre. Ils renferment d'abondants corps chromatiques formant des granulations très fines et dans lesquels apparaissent deux à trois corpuscules plus volumineux, ayant 2 à 3 μ . aux contours irréguliers, que l'on peut considérer en raison de leur affinité pour l'hémalun, comme des nucléoles vrais.

A leur surface libre, les cellules sont revêtues d'une bordure en brosse régulière, haute de 4 à 5 μ . Cette « membrane périthrophique » chitineuse, est colorée en rose par le Mann biacide, et a un aspect très différent des intima chitineuses des autres intestins.

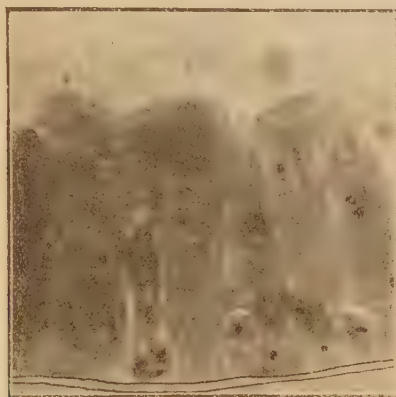


Figure 15. — Secrétion vésiculaire de l'intestin moyen larvaire ;
présence de petites cellules basales de remplacement.
Immersion. Ocul. 10 $\times$ Obj. 100 ; Siebert.

En dehors de ces cellules cylindriques qui forment la plus grande partie de l'épithélium, on distingue des cellules plus petites, enfoncées entre les pieds de celles-ci, et alternant avec elles d'une manière régulière, au moins pendant les premiers stades larvaires.

Ces petites cellules ont environ 5 μ . de diamètre et présentent un noyau de 3 μ . Ce sont des cellules « basales », telles qu'elles ont été décrites par divers auteurs chez d'autres insectes, et en particulier par ANGLAS, BERLESE, HOLLANDE et TCHANG-YUNG-TAI (31). Elles assurent l'accroissement de la surface de l'épithélium intestinal et les rénovations successives de celui-ci (fig. 15).

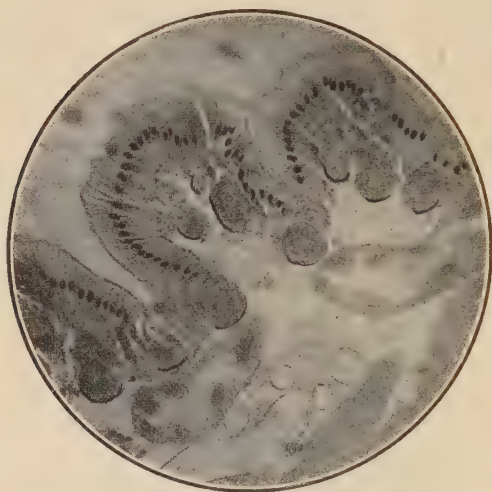


Figure 16. — Coupe longitudinale de l'intestin moyen de l'insecte parfait, montrant les replis de la paroi épithéliale.
Ocul. 6 × Obj. 40 ; Siebert.



Figure 17. — Diverticule de l'intestin moyen de l'imago, formation de sécrétions et leur évacuation.
Immersion. Ocul. 10 × Obj. 100 ; Siebert.

b) Structure histologique de l'intestin moyen chez l'imago.

— Dans son ensemble le tissu de l'intestin moyen offre de grandes analogies avec celui observé chez la larve. Cependant chez l'imago il y a présence de deux zones très nettes, l'une correspondant à un épithélium formant de très nombreux replis, l'autre à un épithélium droit et uni, avec diverticules glandulaires faisant saillie dans la partie externe de l'épithélium (fig. 16).

Les replis visibles en coupe longitudinale atteignent facilement 100 à 300 μ . Les cellules épithéliales y ont à peine 5 à 6 μ de largeur avec un noyau un peu étiré de 7 à 8 μ de diamètre. Grâce à ces replis, l'intestin présente une grande surface de digestion ainsi que certaines facilités d'expansion.

La structure cytologique des cellules est exactement la même que chez la larve ; la bordure en brosse qui borde la lumière a une épaisseur d'environ 3 μ .

Dans la zone postérieure de l'intestin les parties saillantes extérieurement, correspondent à ce que les auteurs, et en particulier BOUNOURE, ont appelé des « cryptes de régénération ». Ces cryptes ont en moyenne 100 μ de hauteur et les cellules qui les forment 10 μ de diamètre. Elles donnent à cette zone de l'intestin une allure particulière, cependant se rencontrant chez beaucoup d'insectes Coléoptères, tels que les *Dorcus*, *Blaps*, *Molytes* et *Dorcadion*. Un fait qu'il nous paraît intéressant de mettre en lumière est la présence dans la cavité axiale du diverticule, d'une matière acidophile qui est déversée dans l'intestin moyen. Les diverticules fonctionnent donc chez le Doryphore, insecte végétarien, selon le processus reconnu par DEEGENER (8) chez les Dytiques et les Sylphes, insectes carnassiers. Ils ont donc un rôle de véritables glandes intestinales (fig. 17).

Les cellules des cryptes qui tapissent la lumière du diverticule et servent à la régénération de l'épithélium sont longues, cylindriques et les caractères de leurs noyaux sont les mêmes que ceux des cellules cylindriques de l'épithélium.

Dans sa partie tout à fait postérieure, l'intestin moyen prend une toute autre allure. Par place, l'épithélium ne présente aucun repli et la taille des cellules diminue beaucoup : celles-ci n'ont plus que 25 à 30 μ . Il n'y a plus de diverticules.

c) Remarques sur le mécanisme de la sécrétation intestinale.

— Les nombreux auteurs qui se sont attachés à l'étude de cette ques-

tion sont loin d'être d'accord pour leurs conclusions. Sans entrer dans le débat, nous voulons cependant apporter diverses observations relatives au Doryphore.

L'intestin moyen du Doryphore semble capable de sécréter dans toute son étendue, mais la sécrétion intestinale varie de type avec les stades de l'insecte ; chez la larve, la sécrétion des cellules épithéliales cylindriques de l'intestin moyen se fait par des prolongements en forme de languettes, puis de boules, qui tombent dans la cavité intestinale. Chez l'adulte, on a une sécrétion mérocrine typique, c'est-à-dire une formation de vacuoles dans la partie apicale de la cellule, puis accumulation des sécrétions qui se vident ensuite dans la cavité intestinale par rupture de la bordure en brosse, sans qu'il y ait destruction des cellules cylindriques. De plus, pour ce stade, les diverticules des cryptes de régénération prennent une part active à la sécrétion.

d) Variations des dimensions de l'intestin moyen de la larve au cours de sa croissance. — C'est surtout dans sa partie droite et en longueur que l'intestin moyen de la larve croît au cours des mues. Chez la jeune larve, dans cette partie, le rapport de la longueur L à la largeur l est $\frac{l}{L} = \frac{1}{1}$ alors que, chez la larve du 4^e âge, ce rapport devient $\frac{l}{L} = \frac{1}{8}$.

E. — ÉTUDE DÉTAILLÉE DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR (PROCTODEUM) (fig. 18)

Région pylorique. — Elle correspond à une zone de transition et se caractérise par l'insertion de tubes de *Malpighi*. Sur une coupe longitudinale, on voit qu'à l'épithélium de l'intestin moyen, très haut, fait suite brusquement, un épithélium d'un tout autre aspect, qui, se repliant sur lui-même forme un bourrelet de 100 μ déterminant une gouttière annulaire. Ce bourrelet est constitué par des cellules étroites, très serrées les unes contre les autres et dont le noyau est assez volumineux (5 μ). Le protoplasme et les noyaux de ces cellules prennent difficilement les colorants (voir fig. 19). A la surface libre du bourrelet pylorique (qui cependant ne constitue pas

une valvule), on voit apparaître l'intima chitineuse qui va tapisser tout l'intestin postérieur. Très mince à l'origine, cette intima chi-



Figure 18. — Détail de l'enroulement de la partie postérieure de l'intestin chez la larve.

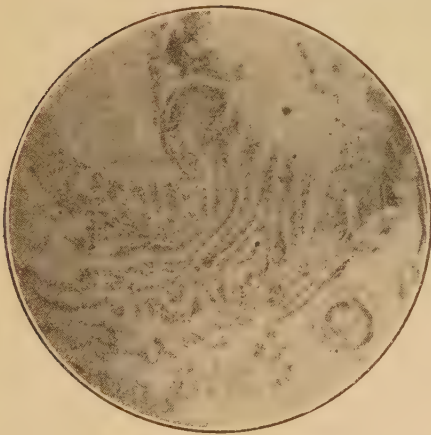


Figure 19. — Coupe au niveau du passage de l'intestin moyen à l'intestin postérieur ; remarquer les replis chitineux de ce dernier et l'inversion des assises musculaires.

Ocul. 10 × Obj. 10 ; Siebert.

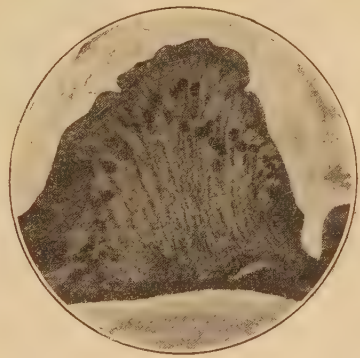


Figure 20. — Bourrelet pylorique de l'intestin moyen.

Ocul. 10 × Obj. 40 ; Siebert.

tineuse augmente progressivement d'épaisseur : elle passe de 1 à 2 μ chez la larve et de 1 à 7 μ chez l'imago. Après le bourrelet pylorique,

les cellules épithéliales de l'intestin grêle apparaissent beaucoup plus régulières et petites.

Cette région de transition est encore caractérisée par la présence de fibres musculaires longitudinales qui descendent de l'intestin moyen, croisent les fibres circulaires et viennent s'attacher à la base de l'épithélium de l'intestin postérieur. Il y a dans cette région peu de différences de structure histologique entre la larve et l'imago. Cependant chez la larve, le passage est beaucoup moins marqué, le bourrelet pylorique étant peu différencié et de faible proéminence (fig. 20).

L'intestin postérieur proprement dit. — Il forme un tube de diamètre régulier, qui en coupe transversale montre six replis principaux longitudinaux. Ces replis atteignent 40 à 50 μ de hauteur chez la jeune larve, 50 à 75 chez la larve du 4^e âge et de 50 à 100 chez l'imago (fig. 21).

L'intima chitineuse est épaisse (jusqu'à 5 et 10 μ). Elle présente un aspect stratifié très spécial.

L'épithélium est peu épais, prenant faiblement les colorants ; il est formé d'une couche unique de cellules très irrégulières, de forme générale soit rectangulaire, soit arrondie. Ces cellules atteignent de 12 à 20 μ ; leurs noyaux, particulièrement développés ont 5 à 6 μ de diamètre et contiennent de nombreux grains de chromatine ; elles n'ont pas l'aspect fibrillaire des cellules de l'intestin moyen.

Sous les cellules épithéliales rampe une couche conjonctive très mince, parcourue par des trachées fines, qui s'insinuant entre les fibres musculaires, font sur la membrane un véritable enrubannage de fils blancs.

La ceinture musculaire annulaire est représentée par une série de six fibres minces donnant l'aspect très net d'un hexagone. Les muscles longitudinaux externes sont plus volumineux que dans l'intestin moyen et un gros tronc trachéen accompagne chaque faisceau musculaire.

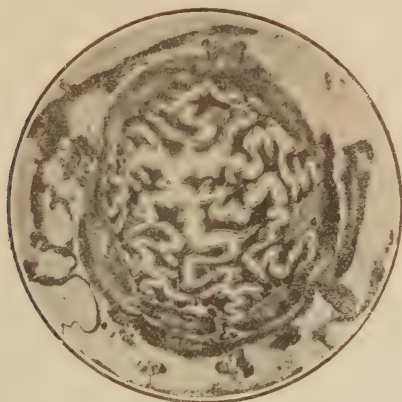
Au niveau de chaque muscle longitudinal, l'épithélium fait place à un léger réseau de tonofibrilles qui paraissent être le résultat d'une différenciation des cellules épithéliales, comme le montrent les noyaux épithéliaux que l'on peut découvrir intercalés entre les fibrilles. Les muscles s'attachent à la cuticule par l'intermédiaire de ces tonofibrilles. Ces six muscles, en faisant saillie externe, donnent à l'intestin un aspect très particulier (fig. 21).



Coupe transversale de l'ampoule prérectale, remarquer le manchon malpighien. Ocul. 6 $\times$ Obj. 10 ; Siebert.

Coupe transversale de l'intestin postérieur larvaire. Ocul. 6 $\times$ Obj. 40 ; Siebert.

Figure 21.



Coupe transversale de l'intestin postérieur de l'imago. Ocul. 6 $\times$ Obj. 40 ; Siebert.

Figure 23.

Sur une série de coupes transversales faites dans la dernière partie de l'intestin postérieur, on constate que les tubes de Malpighi engagent, sous l'enveloppe conjonctive, leurs extrémités distales et s'isolent pour constituer six tubes, régulièrement répartis qui se ramifient à leur tour.

L'ampoule prérectale. — Après un dernier repli sur lui-même l'intestin postérieur reprend la direction du grand axe, son diamètre



Ampoule prérectale larvaire.
Immersion Ocul. 10 × Obj. 100 ; Siebert.



Rectum et anus larvaire, glande érectile.
Immersion Ocul. 10 × Obj. 100 ; Siebert.

Figure 22.

augmente progressivement jusqu'à former une petite ampoule. Cette ampoule est enveloppée d'un manchon formé des éléments malpighiens, qui lui donnent un aspect boursoufflé. On peut enlever facilement le manchon qui n'adhère pas au tube sauf en ses deux extrémités.

Il a pour largeur 265 μ chez la larve du 1^{er} âge et 2 mm. chez la larve du 4^e âge et chez l'imago.

Cette enveloppe enlevée, on voit l'intestin, d'aspect régulier mais dilaté à sa base. Une coupe longitudinale de la région montre d'abord, en allant de l'extérieur à l'intérieur, les tubes de Malpighi ; ils sont enveloppés d'une légère membrane chitineuse de 1 à 2 μ d'épaisseur ; leurs cellules, sont rondes et de 18 à 20 μ de diamètre. Entre cette ceinture et l'intestin, on rencontre une cavité sanguine ainsi que six trachées, puis une zone de muscles circulaires très réduite avec, de place en place, des fibres longitudinales. Sur une coupe transversale, les muscles longitudinaux forment six faisceaux régulièrement répartis autour du rectum. Après eux apparaît une membrane basale puis l'épithélium de l'intestin dont les replis ont augmenté d'amplitude jusqu'à atteindre 50 à 60 μ ; les cellules sont à peu près de même taille que celles de l'intestin postérieur. La lumière intérieure s'agrandit, elle passe de 50 μ au début de l'ampoule à 150 μ à la fin de celle-ci (jeunes larves). Il y a le plus souvent à ce niveau une accumulation des produits de la digestion et de très nombreuses figures microbiennes (1) (voir fig. 22).

Le rectum et l'anus. — Le premier est enveloppé dans une puissante ceinture musculaire annulaire atteignant 30 à 40 μ et comprenant trois à quatre rangées de fibres circulaires.

L'épithélium forme six replis élevés, à contours sinueux, avec l'intima chitineuse atteignant 2 à 3 μ . Les cellules épithéliales sont petites et peu colorables (fig. 23).

L'anus est muni de deux muscles circulaires en sphincter ; il y a aussi, chez la larve, des muscles indépendants du système musculaire digestif qui contractent et ferment l'anus par les replis existant dans cette région de l'épiderme (fig. 22).

Il n'y a pas de glandes anales.

(1) A la suite de prélèvements et de cultures sur bouillon de gélose ces microbes se sont révélés appartenir au *B. subtilis*.

F. — PARTICULARITÉS DE LA TUNIQUE MUSCULAIRE
ENTOURANT LE TUBE DIGESTIF

Ainsi qu'on l'a vu, le tube digestif est enveloppé sur toute sa longueur par une tunique musculaire formée de deux assises, l'une longitudinale, l'autre circulaire. L'assise des muscles circulaires est de beaucoup la plus importante ; elle est continue, mais se montre plus ou moins développée selon les régions.

L'assise longitudinale comporte assez peu de muscles et certaines régions, comme le jabot, en sont à peu près dépourvues.

En suivant le tube digestif d'une extrémité vers l'autre, on note l'imbrication continue des deux assises musculaires, mais avec inversion de temps à autre, particularité courante chez les Coléoptères. Les points d'inversion se trouvent : 1° à la jonction de l'intestin antérieur avec l'intestin moyen (l'assise longitudinale devient alors externe) ; 2° à la jonction de l'intestin moyen avec l'intestin postérieur (c'est l'assise circulaire qui passe à l'extérieur) ; 3° au début du rectum (l'assise longitudinale redevient externe).

On remarquera aussi l'épaississement régional de l'assise circulaire dans la région du pharynx et dans celle de l'anus. La zone des contractions qui se trouve au niveau de l'intestin postérieur est très riche en fibres longitudinales.

G. — LES GLANDES ET ORGANES ANNEXES DU SYSTÈME
DIGESTIF (1).

Les glandes salivaires. — Les glandes salivaires de la larve sont au nombre de deux. Ce sont des glandes en tube, simples, longues de deux à trois millimètres et qui s'étendent ventralement dans la cavité générale du corps, mais pelotonnées sur elles-mêmes ; elles déversent leur contenu dans la bouche à la base des stipes de la mâchoire.

Chez l'imago, la structure anatomique des deux glandes salivaires est un peu différente. Chaque glande comporte quatorze tubes ramifiés qui viennent se joindre en un tronc commun déversant son contenu dans la bouche à la base de la mâchoire ; le diamètre de ces glandes est d'environ 15 à 20 μ .

(1) Il ne sera pas traité ici du système Malpighien dont l'étude est reportée à la 3^e partie.

Histologiquement, la structure des glandes salivaires est simple. Chaque tube est formé d'un assemblage de quatre files cellulaires, enveloppé d'une fine enveloppe chitineuse, avec au centre un canal d'environ 2 μ de diamètre.

Les cellules sont volumineuses, (5 à 7 μ) leur protoplasme est clair et rempli de très nombreuses vacuoles ; le noyau, très gros (5 μ de diamètre), est très chromatique.

L'étude biochimique de la salive est reportée au chapitre relatif aux enzymes ; (Voir page 79).

CONCLUSIONS

Le Doryphore a un tube digestif étroitement lié au type décrit par BOUNOURE pour la grande majorité des Coléoptères tétramères.

Ce tube digestif est deux fois plus long chez l'imago que chez la larve, l'allongement s'effectuant en grande partie dans la zone antérieure de l'intestin moyen. La remarque est à mettre en parallèle avec l'importance de l'alimentation prise par l'imago au moment de la chitinisation et à l'époque des pontes.

Nous avons ajouté divers compléments aux données anatomiques apportées par BOUHNIOL et par BRUNETEAU, surtout en ce qui concerne les pièces buccales et leur musculature, la topographie des intestins et les assises les formant. Nous avons rapporté des précisions histologiques sur la structure générale du tube digestif, sur les intimes chitineuses, les épithéliums internes, les enveloppes et les glandes salivaires.

Chez la larve les sécrétions intestinales sont du type vésiculaire et chez l'imago du type mérocrine. L'imago a dans la partie postérieure de l'intestin moyen de nombreux diverticules faisant saillie extérieurement et contenant des cryptes de régénération lesquelles semblent participer activement à la sécrétion intestinale.

L'intestin se termine par une ampoule prérectale bien développée et entourée par des tubes de MALPIGHI.

Les assises de muscles circulaires et longitudinaux se croisent en trois emplacements déterminant des zones où ces assises ont une situation relative inversée.

L'insecte possède à l'état larvaire et adulte des glandes salivaires, mais ne présente ni glandes œsophagiennes, ni glandes rectales.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1934. AUBERTOT (M.). — Recherches sur les péritrophiques des Insectes et en particulier des Diptères. (Nancy, G. Thomas, éditeur).
2. 1935. BERETTA (L.). — Genesi della membrana peritrofica nell'intestino degli ortoteri (*Bull. Istituto Zool. Palermo*, t. II, p. 117-132).
3. 1925. BOGOJAWLENSKY (K.). — Zur Frage über den Bau des Darmes und die Morphologie der Verdauung bei den Insekten (*Rev. Zool. Russe*, V, LIII, p. 8-31).
4. 1906. BORDAS (L.). — Morphologie de l'appareil digestif de l'Anthonome du Pommier (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XXXI, p. 121-123).
5. 1919. BOUNOURE (L.). — Aliments, chitine et tube digestif des Coléoptères (*Thèse Fac. Sci.*, Paris, Hermann Editeur).
6. 1928. BUCHMANN (W.-W.). — Sur la physiologie de la nutrition chez les chenilles de *Pyrausta*, normales et inanitiées. Sur les modifications qui se produisent dans les cellules de l'intestin moyen pendant la sécrétion (*Zool. Anz.*, LXXIX, p. 223-243).
7. 1937. BUSNEL (R.-G.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la chenille d'*Ephestia Kuehniella* Zeller (*Revue de Path. et Ent. Agric.*, t. XXIV, f. 2.).
8. 1910. DEEGENER (P.). — Beiträge zur Kenntniss der Darmsekretion. 2. Teil. *Macrodyltes circumcinctus* Ahr. (*Arch. Naturgesch.*, Bd. LXXVI, p. 27-43).
9. 1933. DIAS-AMADO (L.). — Un processus de régénération de l'épithélium intestinal (*C. R. Ass. Anat. 28^e Réunion, Lisbonne*, p. 235-239).
10. 1824. DUFOUR (L.). — Recherches anatomiques sur les Carabiques et plusieurs autres insectes Coléoptères (*Ann. Sci. Nat.*, t. I, p. 462-482); (*Ann. Sci. Nat.*, t. IV, p. 476-491).
11. 1891. FRENZEL (J.). — Zur Bedeutung der amitotischen Kernteilung (*Biol. Centralbl.*, Bd. XI, p. 558-565).
12. 1931. GREEN (T.-L.). — The anatomy and histology of the alimentary canal in common Wasp, *Vespa vulgaris* (*Proc. Zool. Soc. London*, 1041-1066).
13. 1936. GUIGNON (G.). — Physiologie de l'aile des Lépidoptères (*Thèse Fac. Sci.*, Paris, Jouve Editeur).
14. 1929. HENSON (H.). — On the development of the mid-gut in the larval stages of *Vanessa urticae* (Lepidoptera) (*Quart. Journ. microsc. Sci.*, LXXIII, p. 87-105).
1937. HENSON (H.). — The structure and post-embryonic development of *Vanessa urticae* (L.). Larval alimentary canal (*Quart. Journ. Microsc. Sci.*, LXXIV, 321-359).

15. 1933. HODGE. — Growth and nutrition of *Melanoplus differentialis* I. Growth on a satisfactory mixed diet and on diets of single food plants (*Physiol. Zool.*, 6-306).
1936. — The anatomy and histology of the alimentary tract of the Grasshopper, *Melanoplus differentialis* THOMAS (*Journ. Morphol.*, LIX, p. 423-439). Biology Department. Temple University.
1937. — Some effects of the Diet on the gastric epithelial Cells of the Grasshopper, *Melanoplus differentialis* THOMAS (*Biol. Bull.*, LXXII, n° 2, p. 203-211).
16. 1902. LEGER (L.) & DUBOSQ (O.). — Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques arthropodes (*Arch. Zool. Exper. et Gén.*, 3^e série, t. XXXVI-XLII).
17. 1937. LISON (L.). — Études histophysiologiques sur le tube de Malpighi des insectes (*Arch. de Biol. Belgique*, t. XLVIII, 1 fasc. et 3).
1937. — (*Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique*, t. XXIII, p. 317).
18. 1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides (*Bull. Biol. France et Belgique*, suppl. VIII) Thèse Fac. Sci., Paris.
19. 1889. MINGAZZINI (P.). — Ricerche sul Canale digerante dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti (*Mittheil. Zool. Station Neapel.*, Bd, IX, p. 266-304).
20. 1931. MONTALENTI (G.). — Sulla permeabilità della membrana peritrofica dell'intestino degli Insetti (*Boll. Soc. Ital. Biol. sper.*, VI, p. 89-94).
21. 1933. PESSON (P.). — Contribution à l'étude du tube digestif des Pseudococcides (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, VIII, p. 404-422).
22. 1934. POOL (M.). — (*Ann. Soc. Roy. Belgique*, t. LXV, p. 87).
23. 1911. PORTIER (P.). — Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques (*Arch. Zool. Exper. et Gén.* 1^e série, t. VIII, p. 89-379).
24. 1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un coléoptère « La galéruque de l'Orme » (Thèse Fac. Sci., Paris).
25. 1934. ROESLER (R.). — Histologische, physiologische und serologische Untersuchungen über die Verdauung bei der Zecke, Gattung *Ixodes* LATR. (*Zeit. f. Morphol. u. Oekol.*, XVIII, p. 297-317).
26. 1914. ROLLAND (P.). — Contribution à l'étude du tube digestif et de la digestion chez les Orthoptères. (*Dipl. Etudes Sup. Fac. Sci. Paris*).
27. 1900. ROUVILLE (E. de). — Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums (*Inst. Zool. Montpellier*, t. VII).
28. 1858. SIRODOT. — Recherches sur la sécrétion des insectes (*Ann. Sci. Nat.* t. X, p. 141-189 et p. 251-334).
29. 1935. STUART. — The development of the mid intestine in *Melanoplus differentialis* (Orthoptera) (*Journ. Morphol.*, LVIII, pp. 419-436).
30. 1929. TAHIR. — Recherches histophysiologiques sur le tube digestif du ver à soie au cours de la mue (*Bull. Hist. appliquée*, VI, 361-370).
31. 1929. TCHANG-YUNG-TAI. — (Thèse Fac. Sci., Paris).
32. 1930. THOMAS (I.). — The structure and life story of *Sciara nitidicollis* MEIG (Diptera) (*Proced. Zool. Soc. London*, 1009-1026).
33. 1887. WERTHEIMER (L.). — Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis* (C. R. Soc. Biol., 8^e série, t. IV, p. 531-535).
34. 1889. WHEELER (W.-M.). — The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata* (*Journ. Morphol. Boston*, vol. III).
35. 1933. WOODRUFF (B. H.). — Study of the epithelium living the caeca and mid-gut in the grasshopper (*Journ. Morphol.*, IV, p. 53-74).

CHAPITRE II

LES ALIMENTS ET LEURS CARACTÈRES

L'étude de la digestion chez le Doryphore, ainsi que celle des réactions présentées par l'insecte à la suite d'ingestions variées, nécessite la précision des caractères des aliments.

Les plantes nourricières du Doryphore sont nombreuses, ainsi que celles, encore plus variées qui sont parfois légèrement attaquées par l'insecte parfait en cas de famine. TROUVELOT (XLVIII) a résumé les données acquises sur ce sujet en Amérique ; FEYTAUD (XLVIII) les a précisées pour la France ; TROUVELOT et GRISON (XLV) ont, dans ces dernières années, apporté de nombreux compléments sur l'attaque des Solanées tubérifères et les données qu'ils ont acquises ainsi que celles apportées par les chercheurs allemands seront bientôt publiées.

Pour le sujet limité qui est abordé ici, nous avons à considérer seulement les *Solanum tuberosum* et *Solanum demissum*, puis des hybrides entre ces deux plantes.

A. — DÉFINITION BOTANIQUE DES PLANTES UTILISÉES

Nous avons utilisé presque toujours comme *S. tuberosum*, la variété Industrie. Secondairement furent prises quelquefois les variétés Favoriet, Saucisse, Eersterlingen, et Mittelsfrühe.

Sauf indication contraire, on opéra sur des plantes adultes (commençant à fleurir). Lorsque les folioles étaient prélevées pour des élevages ou des tests de laboratoire, ou des études autres que celles de l'influence de l'âge ou d'un organe particulier du végétal, on prenait, selon l'habitude du laboratoire d'Ahun, la foliole terminale

d'une feuille. Le choix porte sur un organe récemment « adulte », bien vert et non atteint de maladies.

Le *S. demissum* utilisé fut en 1937 la plante désignée sous le n° G 16. au laboratoire d'Ahun et qui correspondait à des formes envoyées en France par l'Institut de MÜNCHBERG sous le nom de *S. demissum utile*.

En 1938, nous avons utilisé G I, G 20, G 53, plantes envoyées par les services de BERLIN-DAHLEM sous le nom de *S. demissum utile*.

Les hybrides examinés avaient au point de vue botanique les origines suivantes, communiquées par les Instituts qui les envoyèrent.

Mg 2	<i>S. demissum utile</i> × <i>S. tuberosum</i> , var. Flourball. MÜNCHBERG.
Mg 4	<i>S. demissum utile</i> × <i>S. tuberosum</i> , var. Maibutter. MÜNCHBERG.
Mg 9	<i>S. demissum xillense</i> × <i>S. tuberosum</i> , var. Betula. MÜNCHBERG.
Mg 14	<i>S. demissum</i> Redd. 178. var. Springle × <i>S. tuberosum</i> var. Seydlitz. MÜNCHBERG.
Mg 23	} <i>S. demissum</i> × <i>S. tuberosum</i> . MÜNCHBERG.
Mg 31	
Mg 49	
E 103	303 × 32 × Beseler. BERLIN-DAHLEM.

Les plantes E venaient de l'Institut biologique de BERLIN-DAHLEM et celles portant les lettres Mg, de l'Institut génétique de l'Empereur GUILLAUME à MÜNCHBERG (Allemagne).

B. — CARACTÈRES BOTANIKES ET BIOCHIMIQUES FONDAMENTAUX DES FEUILLES

Feuilles du *S. tuberosum*. — Des éléments botaniques fondamentaux ont été donnés par les études de ROSE (1) et de BERTHAULT (2), études auxquelles nous renvoyons. Depuis leur parution, de nouvelles précisions ont été fournies par des ouvrages d'ensemble récents, tels ceux de STUART (13) et de SALAMAN (12).

La composition chimique de la feuille est moins souvent prise en considération que celle du tubercule, et sur ce sujet, la documentation disponible apparaît éparse et malheureusement très réduite.

WEHMER (16) dans son traité d'ensemble, résume les dosages faits par des auteurs variés sur la Solanine et divers corps contenus dans les feuilles.

Nous avons réunis dans les tableaux IX, X, XI des chiffres méritant d'être rappelés pour les présentes études :

TABLEAU IX. — *H₂drates de carbone dans la feuille*

Feuilles prélevées à 14 h. Chiffres pour 100 grammes de matière sèche d'après DAVIES et SAMYER (6).

Éléments	Feuille	Pétiole
Saccharose.....	3,66 %	3,42 %
Hexose	0,67	5,58
Pentose	0,44	0,50
Pentosane.....	5,40	11,15
Amidon soluble.....	0,00	0,00
Amidon proprement dit.....	1,81	0,27

TABLEAU X

Teneur des organes verts de pommes de terre en divers corps d'après LUTMANN (9).

Éléments	Plante jeune		Plante âgée	
	feuille	tige	feuille	tige
P ₂ O ₅	0,472 %	0,205 %	0,496 %	0,558 %
Cl	0,061	0,053	0,180	0,192
SO ₄	0,235	0,040	0,128	0,139
CaO	0,186	0,256	0,353	0,378
MgO	0,871	1,013	2,260	1,487
Na ₂ O	0,044	0,073	0,133	0,035
K ₂ O	0,065	0,075	0,120	0,359

TABLEAU X. — *Pourcentage des feuilles, en divers minéraux d'après BERTRAND & ROSENBLATT (3).*

	Matière fraîche	Matière sèche	Cendres
K	0,3776 %	4,090 %	30,11 %
Na	0,0079	0,0857	0,5940

D'après BERTRAND et SILBERSTEIN (4) les richesses en Soufre sont de 0,3818 %, en phosphore de 0,5316 %, ce qui donne entre ces deux corps un rapport de 0,718.

Feuille du *S. demissum* et ses différences avec celle de *S. tuberosum*. — Un certain nombre de particularités sur ce sujet nous ont été obligeamment communiquées par M^{lle} PIETTRE. Nous l'en remercions ici bien vivement.

Le *S. demissum* (forme G. de VERSAILLES) est ici comparé avec *S. tuberosum* (var. Eersterlingen).

Les folioles examinées ont été prélevées en novembre sur des plantes prolongées dans leur végétation par des abris contre le froid. Elles furent ensuite conservées dans l'alcool à 70°, puis coupées dans leur partie médiane au tiers inférieur.

La foliole terminale du *S. demissum* (6 cm. de longueur) est plus allongée, plus étroite que celle de *S. tuberosum*. Sur les deux plantes les poils sont nombreux, situés surtout sur les nervures ; ils présentent une taille minima chez le *S. tuberosum*, et sont les uns tecteurs filiformes, les autres sécréteurs, à tête pluricellulaire, en forme de mas-sue, ou de sphère.

Des lambeaux d'épiderme mettent en évidence les différences qui existent entre les épidermes du limbe : sinuosités plus marquées pour les cellules de l'épiderme inférieur, avec stomates en plus grande abondance sur cette face. Les cellules de ces épidermes ont une surface plus petite que celle des épidermes de *S. tuberosum* ; corrélativement à cette constatation, une différence de taille s'accuse entre les stomates de ces deux *Solanum*.

Le limbe du *S. demissum*, notablement moins épais que celui du *S. tuberosum*, présente un tissu lacuneux n'ayant que deux à trois rangs de cellules au lieu de cinq. Au-dessus de lui se trouve le tissu palissadique formé de deux assises de cellules dont une moins épaisse, et chargé de chlorophylle, surtout dans la dernière assise.

C'est dans le limbe, plus spécialement dans le tissu lacuneux et à sa limite avec le tissu palissadique, que se trouvent les cellules à oxalate, cellules au nombre de 8 pour *S. demissum* et 11 chez *S. tuberosum* sur une coupe de 4 mm. de largeur.

Chez *S. demissum*, dans la nervure médiane, les tissus sont serrés ; les différences des structures des deux plantes sont indiquées dans la figure n° 24.

Contrairement à ce qui se passe pour le limbe, la nervure médiane de *S. demissum* présente un plus grand nombre de cellules de parenchyme que celle du *S. tuberosum*.

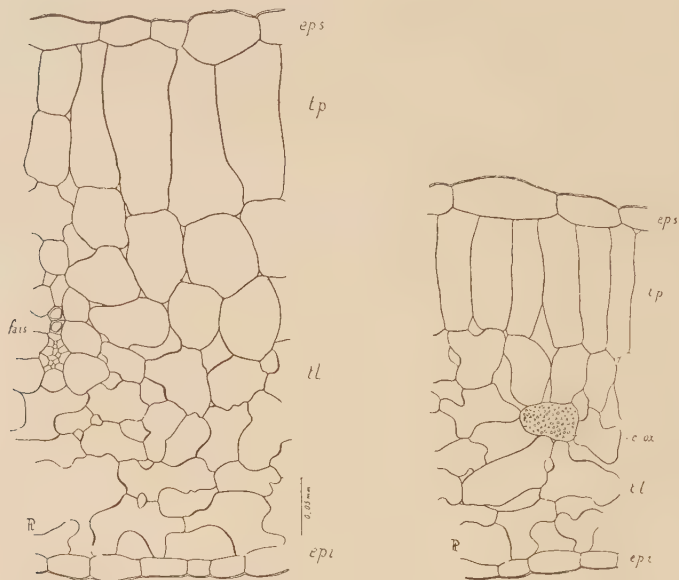


Figure 24. — Coupe transversale de limbe de *S. tuberosum* (à gauche) et de *S. demissum* (à droite).

Grossissement 610 ; niveau table. Ocul. 10 × Obj. 40 ; Zeiss.

- ep. s.* Epiderme supérieur.
- t. p.* Tissu palissadique.
- t. l.* Tissu lacuneux.
- c. ox.* Cellule à oxalate.
- fais.* Faisceau.
- ep. i.* Epiderme inférieur.

Dans les nervures médianes, on trouve des cellules dites « cellules à sable » qui contiennent de l'oxalate de calcium se présentant sous la forme d'une poussière de petits cristaux. Leur nombre est plus grand chez le *S. tuberosum*.

Poids des feuilles par unité de surface. — Pour relever l'alimentation prise par des insectes, on mesure les plages d'attaque et les exprime en mm² ou en cm² selon l'importance de celles-ci. A un mm² de feuille dévorée, correspondent les quantités suivantes de

matières : (mesures faites sur des feuilles adultes ; surfaces prises sans nervures et déterminées au micromètre oculaire) :

Éléments	<i>S. tuberosum</i>	<i>S. demissum</i>
Matière fraîche totale	0 mmgr. 26	0 mmgr. 27
Matière sèche* (1).....	0 mmgr. 065	0 mmgr. 05
Eau	0 mmgr. 195	0 mmgr. 22

Composés chimiques spéciaux aux Solanées. — Ces corps ont été rangés dans la catégorie des « glucocalcoïdes ». Les composés fondamentaux se trouvant chez le *S. tuberosum* (surtout dans les pousses de tubercules), sont la Solanine et la Solanidine.

Leur répartition cytologique dans la plante a été indiquée par GORIS (7) et les divers dosages faits jusqu'ici sont indiqués par WEHMER (16).

Sur les propriétés de ces corps et la fonction alcaloïde chez des végétaux variés on doit citer les travaux fondamentaux de THOMAS ANDERSON (14).

Nous espérons pouvoir apporter de nouveaux éléments par des recherches conduites en collaboration avec M^{lle} PIETTRE et basées sur des analyses capillaires de TWESTT et des examens de fluorescences.

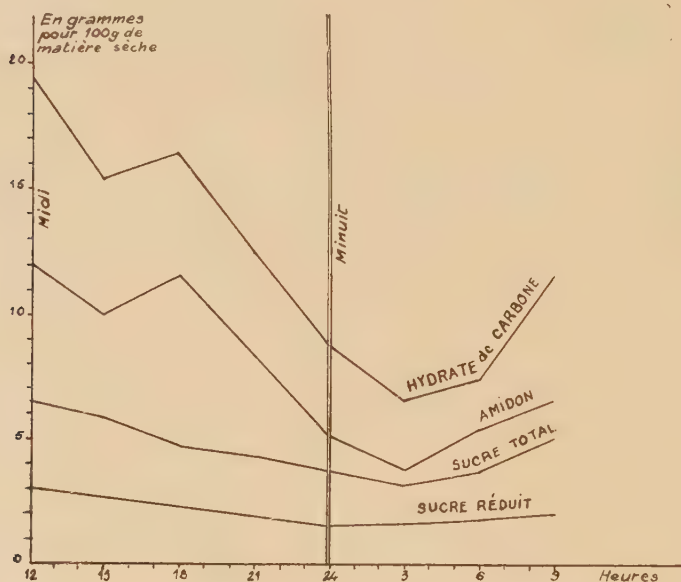
C. — LES VARIATIONS DE COMPOSITION CHIMIQUE DES ORGANES FOLIACÉS DES SOLANÉES

Variation de la teneur en hydrate de carbone. — Les physiologistes ont signalé depuis longtemps les modifications chimiques des tissus végétaux en fonction de l'âge de ceux-ci. MICHEL-DURAND (10), dans son étude sur l'évolution des substances hydrocarbonées, a nettement révélé deux phases successives du métabolisme d'une feuille.

La feuille commence par une « phase de synthèse et de polymérisation » qui s'étend du printemps à la fin de l'été. Pendant toute sa

(1) Pour des détails sur les richesses en matières sèches, se reporter p. 55, n° XI.

durée, les parenchymes assimilateurs présentent un enrichissement constant en principes hydrocarbonés, solubles et insolubles. Les feuilles vertes, à la fin de la belle saison, sont riches en sucres de toutes catégories, mais surtout en formes de réserve : amidon ou amyloïdes, suivant les espèces.



Graphique 4. — Variations journalières de la teneur en hydrates de carbone dans la feuille de pomme de terre (d'après les chiffres de DAVYS et SAMYER).

Avec le jaunissement de la feuille et jusqu'à la mort de celle-ci, apparaît une phase d'« hydrolyse et de simplification moléculaire ». Lorsque l'organe foliacé entre en sénescence, les tissus du limbe sont le siège d'une simplification moléculaire intense, d'une véritable débacle chimique, qui n'intéresse pas seulement la chlorophylle, mais touche aussi toutes les réserves nutritives et en particulier les polysaccharides. Il en résulte une réduction considérable, sinon totale des colloïdes hydrocarbonés et une formation corrélative abondante d'hydrates de carbone à petites molécules.

Ces remarques de MICHEL-DURAND ont été confirmées par celles de BÉGUIN (1).

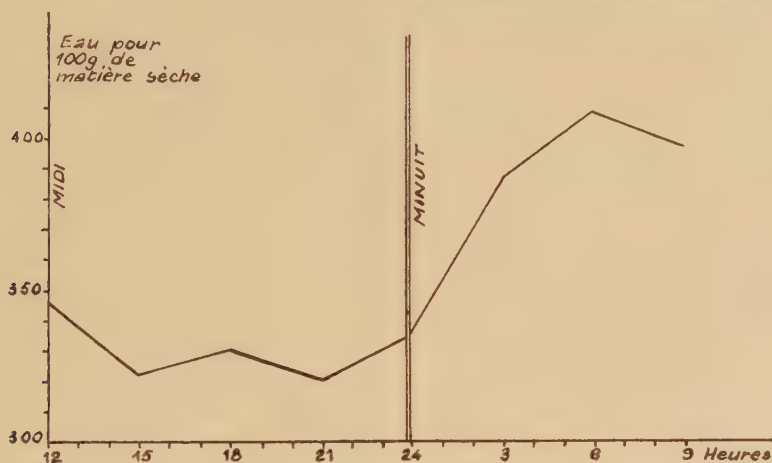
Il existe en plus des variations journalières très importantes dans

la composition chimique des feuilles et liées à la genèse de l'amidon. Leur étude a été détaillée par COLIN et FRANQUET (5).

WATSON (15) a montré le rôle joué par le chlorure de potassium dans les variations diurnes de composition chimique des feuilles.

Citons encore les études de DAVIS et SAMYER (6) et celles plus récentes, de LANGNER (8). Nous avons extrait de ces études les chiffres ayant servi à établir les graphiques n° 4 et 5.

De l'ensemble de ces travaux, il faut déduire, pour nos recherches,



Graphique 5. — Variation journalière de la teneur en eau dans la feuille de pomme de terre (d'après les chiffres de LUTMANN).

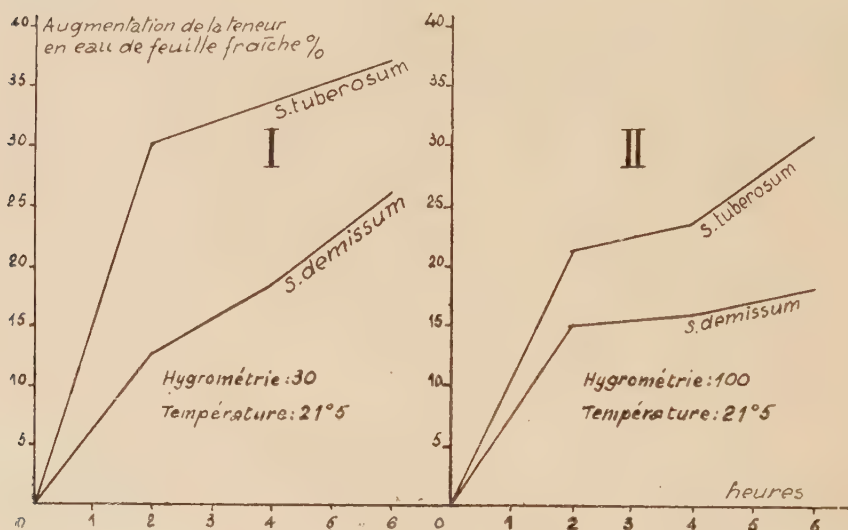
que la feuille a une composition quantitative assez variable dans le temps et dont il faudra tenir compte dans les expériences. On n'apportera jamais trop de minutie à cet égard pour définir dans chaque essai détaillé, l'âge des plantes utilisées, les conditions de culture, l'état physiologique des végétaux, la place des feuilles sur les tiges, l'heure du prélèvement, etc... Ces précautions expérimentales demandent énormément d'attention.

Variation de la teneur en eau dans un même organe. — Ces variations demandent à être précisées avec soin ; elles jouent un grand rôle quand on détache une feuille de la plante mère pour alimenter des insectes élevés en boîte de Petri.

Nos mesures montrent que la perte d'eau des feuilles coupées et conservées dans une pièce à l'ombre, à une température estivale

moyenne de 24°, peut atteindre, en une heure, 10 % du poids de la feuille.

Si, pour éviter cette perte, on fait baigner le pétiole de la feuille dans l'eau et qu'on la recouvre d'une cloche en verre amenant la saturation de l'atmosphère en vapeur d'eau, on observe les variations suivantes, obtenues à la température moyenne de 21°5, avec un éclairement de 4,5 mesuré à la cellule photoélectrique (consulter le graphique n° 6).



Graphique 6. — Différences d'aptitude à la réhydratation de *S. tuberosum* et de *S. demissum* (rameaux isolés dont les bases trempent dans l'eau; I atmosphère sèche; II atmosphère humide).

1° Pour *S. tuberosum* (feuilles jeunes, de la deuxième couronne foliaire et prises sur une plante adulte de 50 centimètres de hauteur, cultivée en plein air; mois de juillet).

Augmentation de la teneur en eau (chiffres moyens) :

En atmosphère saturée à 100° d'hygrométrie.		En atmosphère saturée à 30° d'hygrométrie.	
Après 2 heures	21 %	Après 2 heures	30 %
Après 4 heures	23 %	Après 4 heures	33 %
Après 6 heures	30 %	Après 6 heures	36 %

2° Pour *S. demissum* (feuilles jeunes, de la 2^e couronne foliaire

et prise sur une plante adulte de 20 centimètres de hauteur, cultivée en plein air ; mois de juillet).

Augmentation de la teneur en eau :

En atmosphère saturée à 100° d'hygrométrie.		En atmosphère saturée à 30° d'hygrométrie.	
Après 2 heures	15 ‰	Après 2 heures	12 ‰
Après 4 heures	16 ‰	Après 4 heures	17 ‰
Après 6 heures	18 ‰	Après 6 heures	26 ‰

Il faut déduire de ces essais qu'en mettant les pétioles dans l'eau, on hydrate beaucoup plus les feuilles de *S. tuberosum* que celles de *S. demissum*.

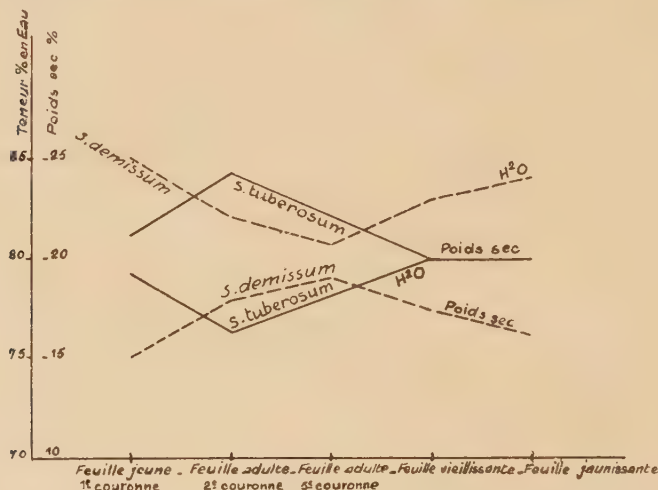
TABLEAU XII. — Teneur en eau d'organes variés (moyenne)

Organes	<i>S. tuberosum</i>		<i>S. demissum</i>	
	Teneur en eau	Mat. sèche	Teneur en eau	Mat. sèche
Feuille très jeune ..	79 ‰	21 ‰	85 ‰	15 ‰
Feuille adulte..... 1 ^{er} stade (3 ^e couronne)	76 ‰	24 ‰	82 ‰	18 ‰
Feuille adulte..... 2 ^e stade (5 ^e couronne).....	78 ‰	22 ‰	81 ‰	19 ‰
Feuille vieillissante..	80 ‰	20 ‰	83 ‰	17 ‰
Feuille jaunissante .	70 ‰	20 ‰	84 ‰	16 ‰
Fleurs :				
Pétale.....	88 ‰	12 ‰	90 ‰	10 ‰
Sépale.....	89 ‰	11 ‰	84 ‰	16 ‰
Étamine.....	82 ‰	18 ‰	80 ‰	20 ‰
Fruits	80 à 86 ‰	14 à 20 ‰	80 à 86 ‰	14 à 20 ‰

Les ambiances ayant terminé les changements de teneur en eau citées, sont celles prises dans de nombreux essais biologiques faits jusqu'en 1938. On voit toute l'importance des variations enregistrées entre *S. tuberosum* et *S. demissum* dans de telles conditions. Les écarts de la teneur en matières sèches entre les deux plantes passent de 6 % à 12 % en atmosphère saturée, et de 10 % à 18 % en atmosphère sèche.

Il existe donc une différence de la nature physiologique entre les deux plantes et il semble qu'il faille tenir compte dans certains essais, des modifications chimiques qui découlent de l'hydratation des feuilles coupées et conservées le pétiole dans l'eau.

Différence de teneur en eau d'organes variés. — Les chiffres obtenus à cet égard, sont résumés dans le tableau XII.



Graphique 7. — Différences entre *S. tuberosum* et *S. demissum*, en ce qui concerne les rapports du poids sec à la teneur en eau des organes foliacés.

Les plantes analysées âgées de 3 à 5 mois étaient prélevées en juin et en août, sur des plantations conduites en plein air à Versailles. Les deux *Solanum* étaient adultes, en période de floraison ; le premier avait 50 centimètres de hauteur et le second 15 centimètres.

Les mêmes variations de composition d'un végétal peuvent aussi expliquer, dans une certaine mesure, les différences souvent observées sur des croissances d'insectes, les unes réalisées en laboratoire

sur des feuilles coupées, les autres en plein air sur des plantes vivantes placées sous cages.

D. — LES COMPOSÉS CHIMIQUES DES PLANTES AYANT UNE ACTION SUR LE DORYPHORE ET AUTRES QUE LES SUBSTANCES NUTRITIVES A PROPREMENT PARLER.

MAC INDOO (XXXII) a été l'un des premiers à chercher, au moyen d'un olfactomètre, à isoler les composés de la pomme de terre qui incitent les Doryphores à « venir » sur cette plante. Ses essais qui n'ont pas donné de conclusions précises, furent abandonnés rapidement.

En partant d'autres méthodes de travail, RAUCOURT et TROUVELOT (XXXVII) sont arrivés à montrer qu'il existait chez *S. tuberosum* une substance qui, agissant sur le « goût » de l'insecte, incite celui-ci à manger avidement la plante dès qu'il y a commencé une attaque ; la reconnaissance du végétal aliment se fait par gustation, beaucoup plus que par olfaction, des réserves étant faites cependant sur une action de l'olfaction à de très courtes distances, et lorsque l'insecte mange en groupe.

La matière active, sorte de condiment, a une abondance variant dans la feuille, avec l'âge de celle-ci et sa richesse en chlorophylle. Elle est riche en azote, extractible par l'alcool à chaud, destructible par fermentation, ne s'identifie pas avec la Solanine, mais a toutefois certains caractères communs avec les glucocalcoïdes.

Dans le *S. demissum*, d'après TROUVELOT (LII) on retrouverait la même « substance active » ou une autre analogue, mais à des taux réduits et variables. C'est à sa présence qu'il faudrait attribuer la promptitude des premières attaques faites sur les feuilles du *S. demissum*, promptitude assez comparable avec celle ayant lieu sur le *S. tuberosum*.

L'arrêt des attaques sur *S. demissum* serait par contre en rapport avec l'action d'autres matières, substances dites « nocives » et qui, après ingestion des feuilles déterminent des troubles. Ces troubles sont décrits aux chapitres suivants.

On recherche actuellement à isoler les substances « nocives » et à les caractériser ; les travaux, longs et minutieux, sont en cours ; aucune note préliminaire n'a encore été publiée sur eux.

CONCLUSIONS

1^o Les feuilles du *S. demissum* se différencient de celles du *S. tuberosum* par les points principaux suivants :

Moindre épaisseur ; plus grande dimension des poils tecteurs et présence de nombreux poils sécréteurs ; moindre nombre des cellules à oxalate de chaux.

Moins grande richesse des tissus en matières sèches.

Présence simultanée chez *S. demissum* a) d'une matière active sur le goût du Doryphore amenant celui-ci à manger, et analogue à celle existant chez *S. tuberosum* b) d'une matière « nocive » pour l'insecte et particulière à la plante ; cette matière, non isolée chimiquement, ne peut être définie que par ses effets sur l'insecte (troubles physiologiques).

2^o Les feuilles des deux *Solanum* considérés, sont sujettes à de nombreuses variations biochimiques, à la fois au cours de leur vie, pendant une même journée, et après leur détachement de la plante mère.

S. tuberosum et *S. demissum* n'ont pas les mêmes vitesses de réhydratation si l'on met dans l'eau les pétioles de leurs feuilles coupées ; l'hydratation est plus rapide chez *S. tuberosum*.

Certaines variations de comportement, de croissance etc... des insectes, s'expliqueront par ces changements de composition chimique des plantes aliments offertes, changements auxquels le Doryphore paraît être très sensible.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1936. BEGUIN (C.). — Application de la méthode biochimique de BOURQUELOT à l'étude des variations des glucides dans la feuille au cours d'une même journée (*Bull. Sci. Chim. Biol.*, 18, pp. 1387-95).
 2. 1911. BERTHAULT. — Recherches botaniques sur les variétés cultivées de *S. tuberosum* (Thèse Fac. Sci., Nancy).
 3. 1928. BERTRAND et ROSENBLATT. — Sodium et Potassium chez les Plantes (*Bull. Soc. Chim.*, t. XLIII, p. 368-371).
 4. 1929. BERTRAND (G.) et SILBERSTEIN (L.). — Rapport du soufre au phosphore chez les plantes (*C. R. Acad. Sci.*, t. CLXXXIX, p. 1045).
 5. 1927. COLIN (H.) et FRANQUET (R.). — La genèse de l'amidon dans la pomme de terre (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXXIV, 451-458).
 6. 1916. DAVIS et SAMYER. — (*Journ. of Agric. Sci.*, t. VII, p. 352).
 7. 1912. GORIS. — (Thèse Fac. Pharmacie, Paris).
 8. 1927. LANGNER (Willy). — Ueber die Verteilung der Stärke in Laubblättern zu verschiedenen Tageszeiten (*Jahrb. f. wis. Bot.*, LXVII, p. 219-333).
 9. 1919. LUTMANN (B.-F.). — (*Ann. J. Botan.*, t. VI, p. 195).
 10. 1917. MICHEL-DURAND (E.). — Variations des substances hydro-carbonées dans les feuilles. Thèse Fac. Sci. Paris).
 11. 1898. ROSE (E.). — Histoire de la pomme de terre (Rotschild édit).
 12. 1926. SALAMAN. — Potato Varieties (Cambridge University Press).
 13. 1923. STUART. — The potato. Philadelphia.
 14. 1924. THOMAS HENRY ANDERSON. — The plant alkaloids. (London, Churchill édit).
 15. 1936. WATSON (D.-J.). — The effect of potassium chloride on the diurnal changes of the carbohydrates of the potato leaf (*Ann. of Bot.*, L, 59-83, 4 f., 17 Tables).
 16. 1931. WEHMER (C.). — Die Pflanzenstoffe, Jena (Allemagne).
-

CHAPITRE III

L'ALIMENTATION DU *L. DECEMLINEATA* SUR *S. TUBEROSUM* ET SUR *S. DEMISSUM*

A. — ALIMENTATION SUR *S. TUBEROSUM* ET SES CARACTÈRES :

Phénomènes sensitifs présidant à l'alimentation. — Pour comprendre l'ensemble des phénomènes examinés plus loin, il est utile de rappeler comment débute l'attaque d'une plante par le Doryphore. A ce sujet nous ne pouvons faire mieux que de résumer les constatations suivantes faites par RAUCOURT et TROUVELOT (xxxviii) et montrant le rôle essentiel de la gustation dans l'acte alimentaire.

Par un examen attentif de l'insecte au moment où il va manger, ces auteurs mettent en évidence, un facteur de réactions sensitives qui, selon la nature de la plante, va amener l'insecte à réagir différemment, c'est-à-dire manger, dans le cas d'une plante favorable, ou délaisser l'aliment dans le cas d'une plante non favorable. Une expérience simple permet de bien mettre ce facteur en évidence. Dans un cristalliseur, on répartit suivant des secteurs alternés et de même surface, des feuilles de pommes de terre (*S. tuberosum*) et des feuilles d'une plante attaquée (*S. aculeatissimum*) ; on dépose au fond du récipient un lot de larves du 3^e âge.

Les larves se dispersent rapidement en tous sens, mais au bout d'un temps relativement court, de l'ordre d'une demi-heure, on les retrouve en grande majorité groupées sur les feuilles de pommes de terre qu'elles mangent avidement. Par contre les feuilles de *S. aculeatissimum* sont délaissées.

Les observations des premiers déplacements des larves montrent que la direction de celles-ci n'a aucun rapport avec l'emplacement des plantes offertes en compétition. Les feuilles des deux végétaux

sont « visitées » sensiblement de la même manière et il n'y a aucune orientation à distance vers une plante, plutôt que vers une autre.

Si l'on suit les déplacements d'une larve, on constate que la marche amène celle-ci à rencontrer des folioles variées ; la larve en touche alors les épidermes avec ses pièces buccales en effectuant de petits mordillements. Ces morsures de « gustation » excèdent rarement un demi-millimètre carré de surface. C'est après cette gustation et selon la plante, que l'insecte va réagir. Dans le cas d'une foliole de pomme de terre, la larve accentue ses mordillements, s'immobilise et dévore avec avidité le tissu foliaire ; la larve qui rencontre la foliole de *S. aculeatissimum*, après l'avoir mordillée, délaisse la plante et reprend sa marche.

A côté de cette manifestation sensorielle, il en est une autre, très spécifique des larves et qui semble indiquer que, dans une certaine mesure, à très courte distance (5 à 8 mm.), une sorte d'odorat peut se manifester. Quand une larve mange et broie un tissu foliaire, si d'autres larves passent à proximité, elles se joignent à elle et le rassemblement formé est d'autant plus important que la feuille est plus avidement attaquée par la première larve. Ainsi se réalise le phénomène moutonnier signalé plus haut.

Mesure de l'alimentation et coefficient d'alimentation. — Les mesures d'alimentation se font en notant, en millimètres ou en centimètres, les surfaces des tissus foliaires dévorés. Dans certains essais rapides, surtout ceux de plein champ, on ne note pas l'alimentation absolue, mais la proportion entre le feuillage dévoré et l'ensemble foliacé du végétal. Selon les techniques du laboratoire d'Ahun, on utilise alors les « côtes d'attaques » comprises entre 0 à 5, le niveau 5 correspondant à la destruction totale des plantes.

TROUVELOT et MULLER-BÖHME (LII) ont pour des études plus poussées sur la valeur alimentaire des feuilles, complété les mesures de surfaces par l'établissement d'un coefficient d'alimentation exprimant l'appétit relatif c'est-à-dire l'appétit rapporté à l'unité de poids de l'insecte ; il correspond au rapport suivant :

$$A1 = \frac{\text{Surface des tissus mangés (en mm}^2\text{)}}{\text{Poids de l'insecte (en mmgr.)}}$$

Les études sur les végétaux ayant divers états de turgescence (voir

p. 50) nous ont amenés à compléter ce coefficient, en tenant compte du poids du mm² de l'aliment ; la formule devient alors :

$$A2 = \frac{\text{Surface mangée en mm}^2 \times \text{poids du mm}^2}{\text{Poids de l'insecte en mmgr.}}$$

Ainsi, si l'on compare l'alimentation sur feuillage de pomme de terre (celui-ci ayant un poids unitaire de 0 mmgr. 2), avec celle sur pétales lesquels ont un poids unitaire de 0 mmgr. 1, on établit les coefficients comme suit : Les larves utilisées pesaient 170 mmgr. et mangeaient en 2 heures 170 mm² ; donc

$$A1 = \frac{170}{170} = 1, \quad A2 = \frac{170 \times 0,2}{170} = 0,2.$$

Celles mises sur les corolles pesaient 154 mmgr., et ont dévoré 538 mm² de tissu végétal. Alors

$$A1 = \frac{538}{154} = 3 \quad \text{et} \quad A2 = \frac{538 \times 0,1}{154} = 0,3.$$

Le rapport entre les chiffres 0,2 et 0,3 est plus près des différences présentées par les alimentations absolues des larves, que celui entre les chiffres 1 et 3.

Durées des alimentations et de diverses activités larvaires. — Les attaques commencées après gustation sur des feuilles de *S. tuberosum*, par des larves du 2^e âge au moins, durent pendant un certain temps ; elles sont suivies par une phase d'arrêts, interrompue de temps à autre par de petites périodes de circulation à courte distance.

TROUVELOT et ses collaborateurs (LV) ont montré que les quantités de matières mangées en un laps de temps déterminé, puis les rapports entre les durées des alimentations, des repos et des circulations, pendant le même temps caractérisent bien l'affinité de l'insecte pour chaque plante, toutes conditions d'âge des larves utilisées et de l'ambiance donnée, se montrant semblables. Ces mesures ont servi de point de départ pour établir une méthode de test, utilisée au laboratoire d'Ahun, depuis 1937.

En suivant cette manière d'opérer, nous avons obtenu les résultats indiqués sur le tableau XIII, dont chaque chiffre correspond à une mesure établie pour 10 larves. Ils se rapportent à des larves du 3^e âge *b*, élevées en laboratoire à la température ambiante moyenne

de 25°C., mises sur feuilles adultes de *S. tuberosum* en plein état de développement (juillet). Les larves avaient subi, la veille des essais, un contrôle d'appétit, afin de ne conserver que les individus ayant des appétits voisins, puis étaient mises à jeûner pendant 4 heures avant les essais ; chacun d'eux dura 90 minutes (1).

TABLEAU XIII
Réactions des larves sur les feuilles de S. tuberosum.

Temps, en minutes, passé en			Surface des attaques foliaires en mm ²
Alimentation	Immobilité	Circulation	
42	42	5	22
44	41	5	25
47	50	3	28
55	30	5	29
45	41	4	35
51	29	10	37

Le tableau montre que sur 90 minutes, l'alimentation des larves occupe les 4 neuvièmes du temps, et l'immobilité une durée analogue : la circulation est très courte 1/20 du temps en général et 1/10 maximum. Ces données, en accord avec celles citées par TROUVELOT et BREJOUX (1v) montrent la précision de la méthode suivie.

La durée d'essai de 90 minutes, qui peut paraître au premier abord un peu longue, a été choisie parce qu'elle correspond au temps mis par le bol alimentaire pour parcourir le tube digestif de l'insecte : dans le cas de plantes produisant des troubles après ingestion, elle est suffisante pour permettre à ceux-ci de s'extérioriser.

En général dans un test, il est utile d'observer au moins 5 larves, 10 si possible, pour avoir des moyennes bien établies.

Durées relatives et absolues des alimentations prises par les imagos. — Les essais conduits selon la technique précédente sont difficiles à réaliser avec les insectes parfaits, les conditions de milieu agissant beaucoup sur ceux-ci et obligeant à prendre énormément

(1) Tous ces essais ont pu être menés à bien grâce à MM. CHEVALIER, ALLOCHE et DE RORTHAYS que nous sommes heureux de remercier ici.

de soins pour avoir des résultats homogènes. Les appétits journaliers des insectes parfaits sont aussi moins réguliers que ceux des larves et les jeûnes sont aisés.

Avec les insectes parfaits nouvellement formés en été, nous avons obtenu les durées d'activité suivantes (moyenne de 10 individus) pour une observation de 90 minutes :

Alimentation :	Immobilité :	Circulation :
29 minutes.	57 minutes.	4 minutes.

La surface moyenne des attaques foliaires était de 40 mm².

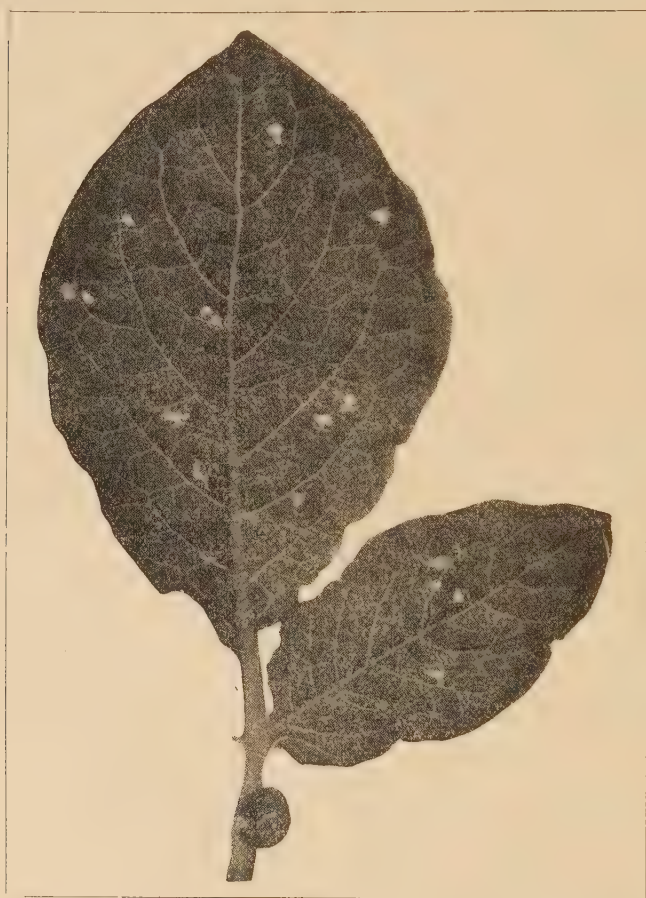


Figure 25. — Attaques larvaires en laboratoire sur une feuille de *S. demissum* ; remarquer les morsures superficielles, dont la surface de chacune n'excède pas 10 mm². (Grossissement $\times 2$).

Variations des consommations foliaires sur *S. tuberosum* en fonction de l'âge des feuilles et du mode de présentation de celles-ci.

— Les essais montrent que les larves élevées sur des feuilles âgées ou sur des plantes âgées, voient leur alimentation et leur vitesse de croissance se réduire par rapport aux larves mises sur des organes foliaires adultes. En laboratoire certains retards de développement ont atteint deux et trois jours. Cette influence de l'âge de la plante est à rapprocher de la baisse de fécondité signalée pour les insectes parfaits vivant sur des plantes âgées.

C'est encore à une modification de la nature de la feuille selon les conditions d'ambiance où celle-ci s'est formée, puis est placée, qu'il semble falloir attribuer les différences de taille et de poids observées souvent entre les insectes élevés en laboratoire sur des rameaux coupés (et surtout sur des folioles) et ceux obtenus sur des plantes entières laissées en plein air. Les seconds ont le plus souvent une taille et un poids supérieurs. Ceci montre toute l'importance pour les essais, d'une description aussi rigoureuse que possible de l'ambiance prise, puis de l'origine et du régime antérieur des insectes.

Développements sur des tissus végétaux autres que les feuilles.

— Il est possible de faire croître des larves sur des fleurs entières et même sur des corolles, ou des étamines, et sur des tubercules, en partant de larves du 2^e âge. Les élevages sont difficiles et les insectes parfaits obtenus, bien que normalement constitués, ne dépassaient que rarement le poids de 100 à 120 mmgr. Il est intéressant de noter que la corolle, élément très aqueux a eu des plages d'attaque atteignant un total de 11.850 mm² soit un chiffre six fois plus élevé que celui trouvé sur les feuilles.

B. — ALIMENTATION DU DORYPHORE SUR *S. DEMISSUM* ET COMPARAISON AVEC CELLE SUR *S. TUBEROSUM*

Les réactions immédiates des larves. — L'observation du comportement de larves nouvellement écloses et provenant de pontes placées artificiellement sur *S. demissum*, nous a permis de préciser diverses réactions caractéristiques.

Les jeunes larves après avoir dévoré leur chorion, attaquent immé-

diatement le feuillage de *S. demissum*. Cette première alimentation, essentiellement superficielle, est localisée comme pour *S. tuberosum*, sur l'épiderme inférieur, lequel est seul entamé. Après l'attaque, (sa surface atteint à peine 1 mm²), apparaît en des délais plus ou moins rapides, une période de circulation anormale de la larve, sur la plante support, période suivie de l'abandon de cette dernière. Les jeunes



Figure 26. — Attitude caractéristique d'une larve du 3^e âge ayant mangé du *S. demissum*.

L'insecte a été pris de torpeur, il s'est recroquevillé au bord de son attaque, son dos est plissé et sec. Remarquer que l'attaque n'a porté que sur quelques mm² sans traverser l'épiderme.

La marque blanche représente une longueur d'1 cm.

insectes, en quittant le végétal se dispersent sur le sol et périssent en grande majorité. Ce facteur « abandon » agissant peu après les premières attaques, est spécifique de l'influence de *S. demissum* sur des larves du 1^{er} âge *b* ; son intensité est telle que même avec des élevages massifs de plusieurs centaines d'insectes, la possibilité d'accrochage sur les plantes atteint seulement 0,2 % des larves écloses.

Les larves plus âgées, placées sur *S. demissum*, qu'elles aient vécu

pendant leur premier âge sur cette plante ou sur *S. tuberosum*, ne furent pas la plante offerte, après les premières morsures comme le font les jeunes larves. Au contraire, elles restent, et ainsi que l'ont montré TROUVELOT et ses collaborateurs, elles circulent très peu, présentant des phases anormalement longues d'immobilité. Leur corps par moment très arqué, ridé et d'une certaine insensibilité à des excitants extérieurs, a amené à assimiler certains de ces arrêts à de véritables « torpeurs » (voir figure n° 26). De tels arrêts ne se sont manifestés dans nos essais qu'après une attaque minimum de 2 mm² de tissu foliaire.

Dans les 20 ou 30 minutes qui suivent la première ingestion de la plante, il n'est pas rare d'observer un second phénomène particulier : les vomissements. La larve est secouée comme par un trouble annonciateur puis rejette une goutte de liquide. Après ces divers troubles, nous avons constaté que l'insecte, bien souvent, s'il se trouve sur un rameau, va se réfugier à l'abri de la lumière, sous l'épiderme inférieur de la feuille. Il semble que l'ingestion de *S. demissum* lui a conféré une photo-sensibilisation très nette : dans les élevages continus en plein air, les larves restent constamment sous les feuilles. Si l'on met ces mêmes larves à l'obscurité totale, elles reviennent sur l'épiderme supérieur comme sur *S. tuberosum* en plein air.

Durée des alimentations larvaires. — En effectuant le test biologique d'activité larvaire déjà cité pour des individus placés sur des folioles adultes de *S. demissum*, choisis comme précédemment et mis dans les mêmes ambiances, on trouve les chiffres rassemblés dans le tableau ci-après (moyennes obtenues sur des lots de 10 larves) :

TABLEAU XIV. — *Activités de larves sur les feuilles de S. demissum*

Temps, en minutes, passé en			Surface des attaques foliaires en mm ²
Alimentation	Immobilité	Circulation	
9	64	17	7
20	53	17	13
26	55	9	14
13	72	5	15
21	43	26	23

Si l'on compare ces relevés avec ceux du tableau XIII, on voit que par rapport à *S. tuberosum*, sur *S. demissum*, les périodes d'immobilité doublent presque, ce qui les rend quadruples de celles d'alimentation, et celles de circulation sont souvent plus longues. Les surfaces des attaques foliaires se montrent réduites de moitié. Ce sont là encore des phénomènes bien caractéristiques de l'action du *S. demissum* sur le Doryphore.

Appliquée sur des hybrides *S. demissum* $\times$ *S. tuberosum*, la même méthode de test a donné les chiffres consignés dans le tableau XV et correspondant à une moyenne établie sur 10 larves par plante. Ces chiffres ont été complétés par les indications correspondant aux tests sur les parents et faits dans des conditions analogues.

TABLEAU XV
Activité des larves sur des hybrides de résistance variée.

Végétal offert	Catégorie de résistance établie par d'autres tests (1)	Temps passé en minutes			Surface des attaques larvaires en mm ²
		Alimentation	Immobilité	Circulation	
<i>S. tuberosum</i> ...	I (témoin favorable)	39	41	10	52
Hyb. Mg. 45...	II (faible résistance)	34	45	11	34
Hyb. Mg. 23...	III (résistance élevée)	18	55	17	17
<i>S. demissum</i> ...	IV (Très résistant)	13	72	5	15
Néant (larves jeunant)....		—	5	85	—

Ces épreuves donnent bien des classements de plantes tout à fait comparables avec ceux obtenus dans des essais de plein air, ou de laboratoires avec d'autres méthodes (élevages pendant 8 à 15 jours). Plus les hybrides se montrent résistants, plus l'alimentation devient faible sur eux et les temps d'immobilité élevés. Ils constituent bien des intermédiaires entre les deux parents.

(1) Documents fournis par M. TROUVELOT et les travailleurs allemands du laboratoire d'Ahun.

Accroissement de l'hétérogénéité des larves issues d'une même ponte et troubles des mues. — Nous avons signalé que les larves vivant sur *S. tuberosum* présentaient une certaine hétérogénéité de croissance (XI). TROUVELOT et ses collaborateurs ont retrouvé ce



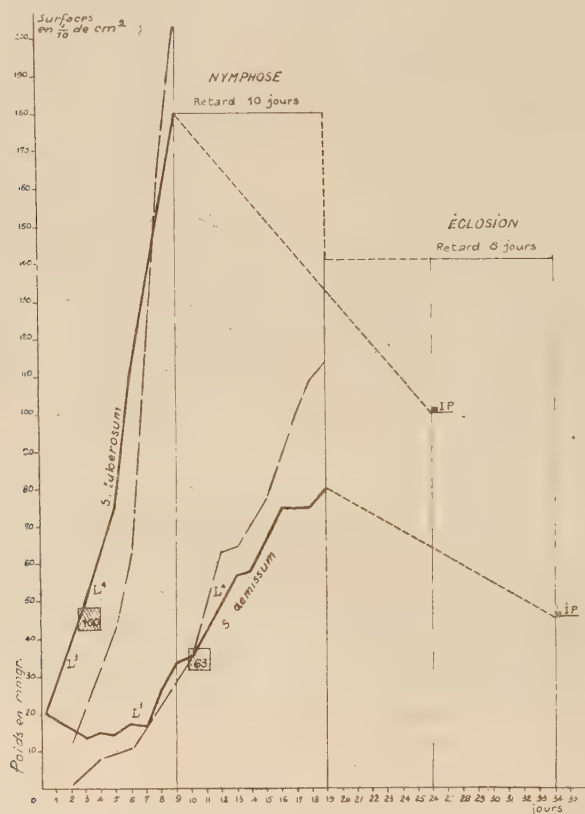
Figure 27. — L'alimentation sur les hybrides proches de *S. demissum* accentue la tendance à l'hétérogénéité d'individus issus d'une même ponte.

Ici, on voit des larves sœurs, ayant toutes le même âge, certaines sont encore au stade L2, d'autres à celui de L3, d'autres déjà à celui de L4.

phénomène accentué chez les larves vivant sur *S. demissum* et nous même l'avons noté à nouveau sur *S. demissum* et établi pour les hybrides résistants. Pour ceux-ci par exemple (Hybride Mg. 23), dans un lot de même origine, nous avons rencontré simultanément 40 % de larves du 3^e âge et 60 % du 4^e âge (voir fig. n° 27) alors que

sur les témoins les aberrants après les périodes de mues ne dépassent pas en nombre la proportion de 5 à 10 %.

Les passages d'un stade à l'autre, qui sont déjà pour les larves alimentées sur *S. tuberosum*, une phase critique amenant des mortalités, sont encore plus dangereux pour les larves alimentées sur *S. demissum*. Chez celles-ci on observe des retards importants pouvant atteindre 5 à 7 jours au moment de la mue 3^e-4^e âge.



Graphique 8. — Courbes de croissance larvaire sur *S. tuberosum* et *S. demissum*.
 Noter le parallélisme pour chaque plante entre la courbe des poids et des alimentations. — Les chiffres dans les carrés indiquent le rythme cardiaque moyen à ce stade.

Caractères des croissances larvaires. — Si l'on poursuit un élevage en prenant des larves du 2^e âge et en les plaçant sur *S. de-*

missum et sur divers hybrides, un certain nombre de ces larves continuent leur développement.

Dans les essais que nous avons réalisés à cet effet, nous avons observé la croissance de 10 larves, dont nous avons noté journellement l'alimentation et le poids. Les résultats sont consignés sur le graphique n° 8 ; ils indiquent la croissance et l'alimentation d'une larve prise comme type moyen pour chaque plante. Ces courbes offrent l'une des meilleures représentations de l'action d'une plante sur les larves pendant une longue période de temps (Voir fig. 28).

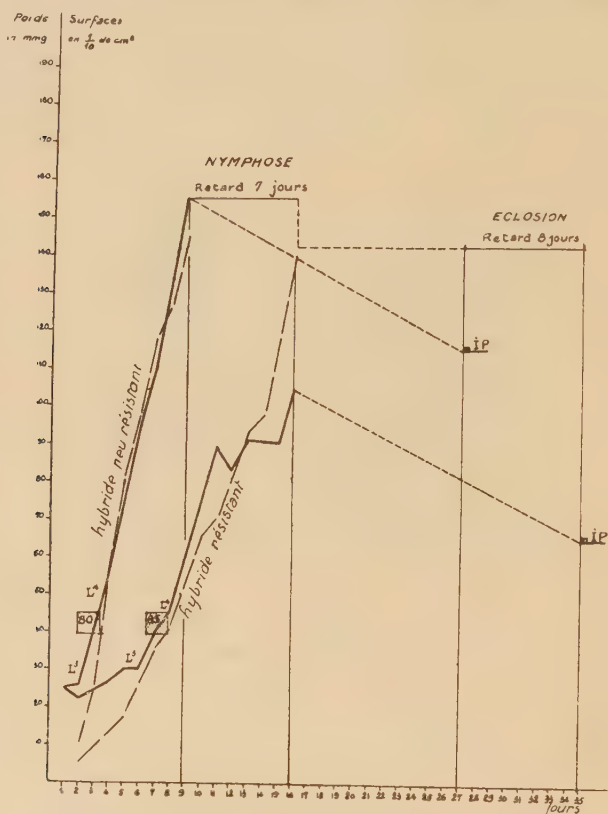


Figure 28. — Différences de tailles de larves ayant vécu 10 jours sur *S. tuberosum* (à gauche) et sur *S. demissum* (à droite).
(Grossissement $\times 4$).

L'ensemble des élevages a été réalisé en laboratoire, en partant de larves du 2^e âge, ayant antérieurement mangé du *S. tuberosum* et placées sur des rameaux de végétaux détachés, plantés dans du sable humide et renouvelés chaque jour (température 24° C, hygrométrie 80°, luminosité 3 à 4,5).

La comparaison des graphiques entre les larves vivant sur *S. demissum* et *S. tuberosum*, met en évidence la très grande lenteur du développement sur la première plante (10 jours de retard). Un retard voisin se retrouve pour les larves mises sur les hybrides résistants (7 jours) (graphique n° 9). A ce grand ralentissement de la croissance, se joint une réduction de poids importante ; elle atteint 60 % pour les individus sur *S. demissum* et de 15 à 40 % pour ceux sur les hybrides, selon le degré de résistance de ceux-ci.

Rapports entre l'alimentation et la croissance. — La lenteur de développement qui vient d'être signalée, est à rapprocher de la réduction d'au moins 50 % des surfaces consommées en *S. demissum*, par rapport à celles dévorées sur *S. tuberosum*. Il mérite d'être



rappelé que des insectes élevés en sous-alimentation, c'est-à-dire recevant en *S. tuberosum* la même surface que celle consommée par les individus nourris sur *S. demissum* ou gardés en jeûne, n'ont pu croître et ont péri rapidement (mortalités totales en 3 et 5 jours).

Pourcentage de mortalité des larves élevées sur *S. demissum*

— En partant de lots importants de larves du 2^e âge (ayant vécu sur *S. tuberosum*) élevées, en laboratoire dans les conditions précitées, nous avons obtenu les chiffres suivants indiquant la mortalité totale à la fin du 4^e âge *b*.

<i>S. tuberosum</i> (témoin)	10 %
Hybride Mg. 45 (peu résistant)	35 %
Hybride Mg. 23 (assez résistant)	55 %
<i>S. demissum</i>	80 %

Les très fortes mortalités observées sur le *S. demissum* et sur les hybrides se rencontrent surtout au 3^e âge, phase durant laquelle, dans ces conditions d'essais, la larve semble être le plus sensible à l'action des plantes.

Variations des effets du *S. demissum* selon l'âge des feuilles.

— Quelques-unes de ces variations sont indiquées dans le tableau XVI (moyennes établies sur des lots de 10 larves).

TABLEAU XVI

Activité des larves sur des feuilles d'âge varié.

Aliment offert	Temps passé en minutes			Surface des attaques foliaires en mm ²
	Alimentation	Immobilité	Circulation	
Feuilles jeunes.	20	24	46	7
„ adultes	20	53	17	13
„ âgées.	5	13	74	4

Les feuilles les plus âgées sont les moins mangées et celles sur lesquelles l'immobilité est minima. Celle-ci est maxima sur les feuilles adultes.

Effets sur l'activité des insectes parfaits. — Le test biologique d'activité avec des insectes parfaits venant d'éclore en été, donne les indications réunies dans le tableau XVII (moyennes établies sur 10 insectes).

TABLEAU XVII
Activité des insectes parfaits sur S. demissum.

Aliment offert	Temps passé en minutes			Surface des attaques foliaires en mm ²
	Alimentation	Immobilité	Circulation	
<i>S. tuberosum</i> ...	29	57	4	41
Hyb. Mg. 25...	31	51	8	35
Hyb. Mg. 23... (assez résistant)	19	64	7	13
<i>S. demissum</i> ...	22	63	5	12
Néant (jeune) ..	—	—	90	—

La durée de stationnement sur la plante est toujours plus grande avec l'alimentation sur *S. demissum*, le fait est cependant moins net que chez les larves. L'insecte parfait, bien qu'il soit sensible et marque une certaine torpeur, ne réagit pas avec la même intensité que la larve.

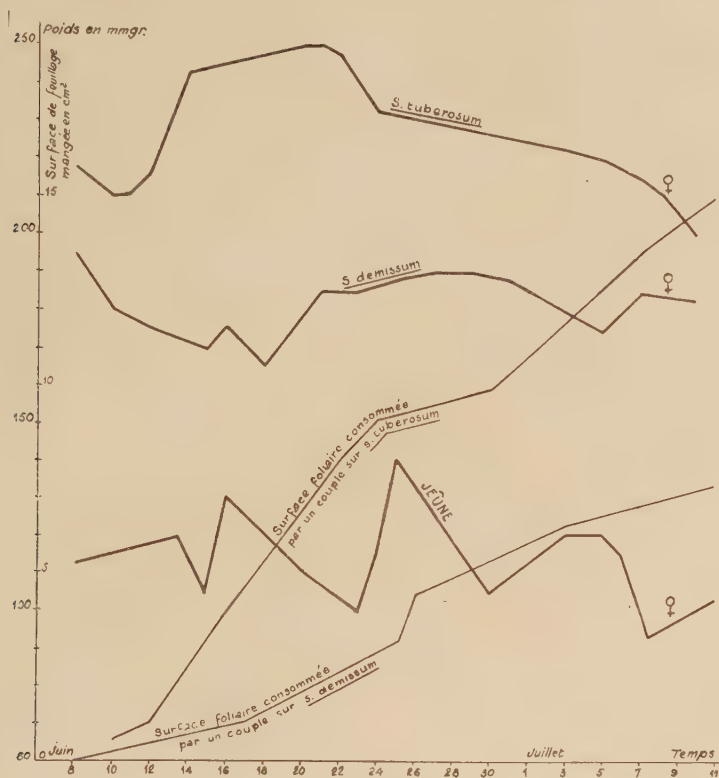


Graphique 10. — Alimentation. Évolution pondérale et ponte d'un couple d'insectes printaniers sur *S. tuberosum*.

Effets sur le développement des insectes parfaits. — Les résultats donnés par des pesées et des relevés d'alimentation sur des insectes printaniers, isolés par couples, sous cage, sur des cultures en pleine terre, sont consignés dans les graphiques n^o 10-11-12.

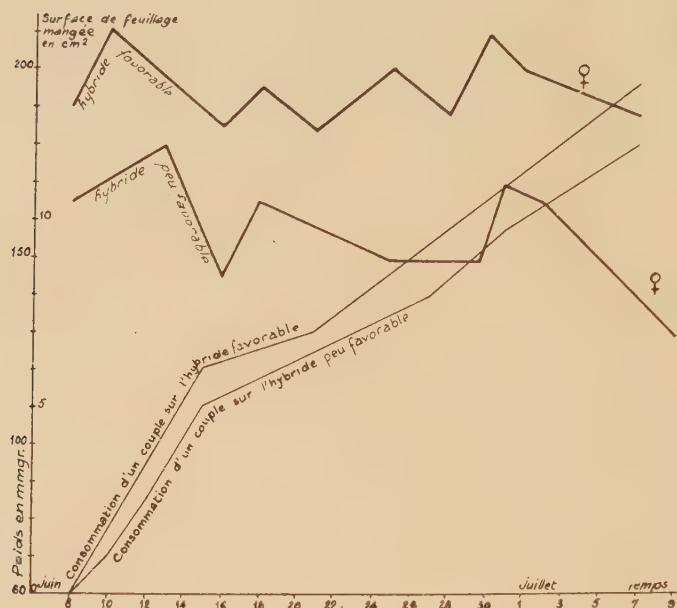
Le même travail répété pour des insectes d'été, a conduit au graphique n° 13.

La comparaison avec des élevages similaires effectués sur *S. tuberosum* montre qu'il y a des réductions importantes d'alimentation et un développement pondéral réduit, sinon nul.

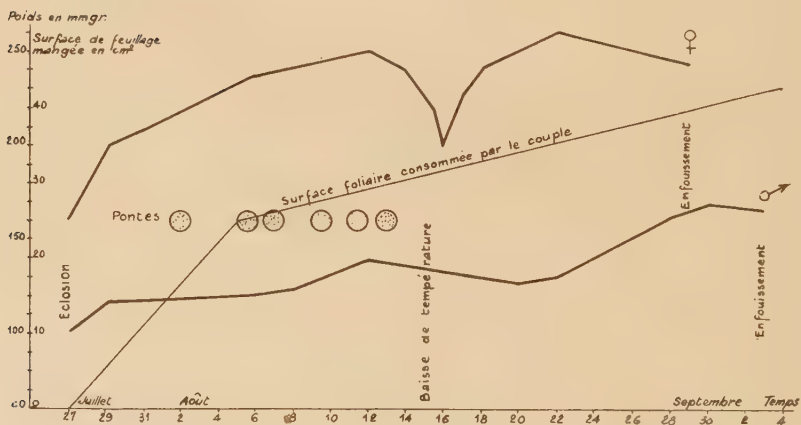


Graphique 11. — Courbes d'évolution pondérale et d'alimentation d'insectes printaniers ♀ vivant les uns sur *S. tuberosum*, les autres sur *S. demissum*, les derniers gardés en jeûne.

Avec *S. demissum* comme aliment, apparaît une sous-consommation très nette, mais qui suffit à entretenir la vie de l'insecte. Ce n'est qu'après 50 ou 70 jours que des mortalités importantes s'observent. Une sous-alimentation quantitative analogue, réalisée artificiellement pour des insectes ne mangeant que du *S. tuberosum*, n'assure la vie des insectes que pendant 10 à 15 jours, c'est-à-dire pendant peu de temps ; gardés en jeûne sur des plantes non consommées, des



Graphique 12. — Étude complémentaire du graphique n° 11.
Insectes printaniers ♀ sur des hybrides de résistance variée.



insectes de même origine, mouraient en 20 à 25 jours, ou se réenfouissaient.

Il apparaît que l'insecte parfait printanier a de très grandes possibilités de résister au jeûne ; l'alimentation prise en *S. demissum* entretient seulement le métabolisme à un taux minima, sans laisser la possibilité à l'insecte de faire face à toutes ses activités probables. Ainsi la ponte cesse dans la majorité des cas, chez les insectes nourris exclusivement sur *S. demissum* ; cette perturbation particulière sera étudiée en détail dans la sixième partie.

Quant à l'insecte parfait d'été, ses possibilités de résistance paraissent plus faibles et les coefficients de mortalité en de brefs délais, sont plus élevés que pour la phase printanière. Ainsi qu'on le verra plus loin, l'alimentation sur *S. demissum* perturbe le métabolisme des corps de réserve et gêne l'accumulation des substances grasses pendant la période préhibernale. Une conséquence indirecte de ce trouble est de retarder l'enfouissement automnal des insectes et d'augmenter la mortalité (Nous reviendrons sur ces points page 162).

CONCLUSIONS

Les insectes goûtent les plantes avant de s'alimenter. L'activité qu'ils présentent ensuite, relevée pendant une courte période (90 minutes) permet de mesurer rapidement l'affinité biologique existant entre eux et les végétaux offerts. Les jeunes larves venant d'éclore sur *S. demissum* après avoir fait de petites morsures sur la plante, se mettent à circuler beaucoup, contrairement à ce qui a lieu sur *S. tuberosum* ; cette période est fatale à la très grande majorité d'entre elles (0,2 % d'accrochages).

Les larves du 2^e âge ou plus, soit qu'elles aient antérieurement vécu sur *S. demissum*, soit qu'elles proviennent d'élevages sur *S. tuberosum* ont un comportement différent. Elle ne s'alimentent que très peu par intermittence, comme le feraient des larves seulement en jeûne partiel, mais ne circulent pas anormalement et ne quittent pas la plante. Des laps de temps très longs, doubles de ceux en alimentation, sont passés en repos (parfois avec torpeurs et vomissements) à côté des morsures faites aux feuilles. Certaines larves continuent leur développement, mais celui-ci est lent, avec une mortalité passant de 10 à 80 % et un surcroît d'hétérogénéité entre les individus.

La nymphose se produit parfois chez les larves, mais commence à un poids anormalement bas : 80 mmgr., au lieu de 180 mmgr. chez les témoins et conduit à des insectes parfaits viables, mais de petite taille.

Pendant la vie larvaire du 2^e au 4^e âge inclus, un individu consomme en moyenne 20 cm² de feuille sur *S. tuberosum* et 11 cm²,5 sur *S. demissum*.

Les larves vivant sur *S. demissum* ont une photo-sensibilité les amenant à se cacher sous les feuilles.

Les troubles larvaires précités sont les plus marqués lorsque l'insecte attaque des feuilles adultes ; avec les feuilles jeunes ou âgées, les alimentations sont très réduites, mais les larves, au lieu de rester le plus souvent immobiles, circulent longuement, caractère d'une larve bien portante et souffrant plus de la famine que de troubles internes.

Les insectes parfaits ont des réactions analogues à celles des larves, mais atténuées et complétées par certains caractères spécifiques. Les insectes parfaits d'été vivants sur *S. demissum* présentent des mortalités élevées, de grands retards à l'enfouissement et un poids des plus faibles à ce moment. Ceux sortant au printemps, après avoir vécu à l'automne sur *S. tuberosum* et venant alors sur *S. demissum*, n'augmentent que légèrement et de temps à autre ; cependant ils vivent assez longtemps.

L'alimentation avec le *S. demissum* provoque somme toute chez le Doryphore, une série de perturbations d'activité et de troubles internes, dont la résultante finale est, ainsi que l'a défini TROUVELOT, une défectuosité de croissance, tant chez la larve que chez l'adulte, une sorte de vie ralentie chez les individus subsistant et une extinction progressive de l'espèce, si la plante seule est offerte comme aliment. Cette extinction se fait par mortalités élevées lors du passage à divers stades évolutifs et par baisse énorme de la fécondité.

Les hybrides *S. demissum* x *S. tuberosum*, présentent, vis à vis de l'insecte, à des taux divers, des propriétés intermédiaires entre celles de leurs parents.

CHAPITRE IV

LES ENZYMES DIGESTIVES

A. — HISTORIQUE

Les mémoires de PLATEAU (20) (1874) et de JOUSSET DE BELLESMES (14) (1875) marquent les premières recherches importantes sur les « ferments digestifs » des insectes. Ils furent bientôt suivis par les observations de KRUKENBERG (15) (1882) qui, le premier détermina la nature des diastases des invertébrés et leurs rapports avec celles des animaux supérieurs ; le même auteur introduit également la notion du rôle de l'acidité et de l'alcalinité du milieu digestif. Les travaux d'AXENFELD (1) (1903) et de PORTA (21) (1904) sur l'invertine et la localisation de la sécrétion chez les Arthropodes, offrent les mémoires classiques pour l'étude des enzymes chez les insectes. Comme travaux les plus récents nous citerons ceux de METALNI-KOFF (17) dans lesquels l'auteur identifie les diastases solubilisant la cire, chez la Teigne des Ruches (*Galleria mellonella* L.) dans le but de les utiliser pour une digestion éventuelle du bacille de Koch ; ceux de ROQUES (24) concernant les variations des diastases au cours de la nymphose ; ceux de PORTIER (22) qui apportent la notion de la digestion extérieure en la mettant en évidence chez les Dyticides. C'est ROLLAND (23) qui signale la présence de l'invertine chez certains groupes d'insectes, et montre que les ferments dominants dans les sucs intestinaux des insectes phytophages sont les diastases hydrolisant les hydrates de carbone ; à côté se place, d'après le même auteur, les lipases qui n'ont qu'une faible activité et un suc protéolytique qui n'a été rencontré que chez une espèce fréquemment carnivore *Locusta viridis*. Les travaux de BOUNOURE (5) parus en 1919 concernant les aliments et les enzymes des Coléoptères, marquent une étape importante dans ces études.

Depuis BOUNOURE, un grand nombre de recherches ont été continuées dans la même voie, bénéficiant des notions et des techniques récentes acquises sur les pH et les actions enzymatiques. Ce sont celles de JAMESON-ATKINS (13) ; de BODINE (4) sur les enzymes des Sauterelles ; de WIGGLESWORTH (27) sur la Blatte et amènent des précisions intéressantes sur la digestion des graisses, des protéines et des hydrates de carbone. BODINE et FINK (3) mettent au point en 1925 une microélectrode pour la détermination des pH des tissus et du sang des insectes et en 1932, FINK (XXV) dans ses recherches sur les Insecticides, étudie l'action des produits arsenicaux sur les enzymes de *Leptinotarsa decemlineata*.

Un peu après, prennent place les importants travaux de HOBSON (12) sur les enzymes des *Lucilia*, de MACKERRAS et FRENEY (16) sur celles des mouches parasites des moutons ; de TIRELLI (26), de GALZOWA (11), de BROWN et FARBER (6) sur l'enzyme désaminante des mouches de viande. Plus près de nous, paraissent enfin les remarquables travaux de DUSPIVA (9), de YAMAFUGI (28) et de son école (1936) sur l'histochimie des enzymes du Ver à soie et de la Teigne des habits.

B. — LES INSECTES UTILISÉS ET LA TECHNIQUE DE PRÉPARATION DE LEURS ENZYMES

Tous les essais sur les enzymes ont été faits, sauf mention contraire, sur des insectes parfaits de la génération printanière et prélevés dans les champs en juin-juillet 1937, époque à laquelle ils étaient abondamment alimentés, ou sur des larves recueillies dans les mêmes conditions, à la même époque.

Après ramassage, les insectes étaient gardés pendant deux ou trois jours dans des cages, en jeûne et à l'ombre, pour permettre le rejet complet des excréments contenus dans le tube digestif.

Pour le prélèvement des suc digestifs on a disséqué les insectes dans de l'eau physiologique à 8 %. On arrache la tête avec une pince à bouts pointus dont l'une des branches est enfoncée à la jointure de la tête et du thorax. La tête étant tirée en avant, le tube digestif vient en entier. Les intestins sont alors coupés ; et seul l'intestin moyen, bien lavé dans plusieurs eaux physiologiques, est conservé. On broie les parties conservées dans un mortier garni de sable de

Fontainebleau, lavé et stérilisé, en présence d'une solution de fluorure de sodium à 2 %, à raison de 0 cc 35 par intestin. On recueille le broyat dans un flacon contenant un cristal de thymol et on le porte à l'étuve à 30-35° pendant 4 heures en agitant de temps à autre. Ce temps écoulé, on conserve le flacon à 0°. Vingt-quatre heures après, on centrifuge et le liquide clair est recueilli à la pipette. C'est dans ce liquide que vont être recherchées les principales enzymes.

Pour la salive, qui est abondamment sécrétée, on procède chez les insectes parfaits, par prélèvements buccaux directs, avec une pipette fine, puis transvasement sans huile de vaseline.

Les larves subissaient un traitement analogue. Elles étaient mises à jeûner après la récolte, pendant 2 à 3 jours, dans de grands cristallisoirs garnis de papier filtre, la durée de jeûne variant selon le temps mis par le tube digestif pour se débarrasser complètement des débris d'aliments.

Elles sont ouvertes avec un ciseau d'ophtalmologie et leur tube digestif est extrait avec des pinces rondes.

La salive chez les larves, est beaucoup plus difficile à prélever que chez les adultes : les larves, lorsqu'on les prend, laissent sortir entre leurs mandibules, un liquide vert qui est un mélange de salive et de régurgitation intestinale. Pour éviter ce défaut, il importe d'opérer sur des individus ayant subi un jeûne important. Les enzymes ont été toujours préparées la veille des essais et conservées à 0°C.

C. — ÉTUDE DU PH DES LIQUIDES INTERNES DE L'APPAREIL DIGESTIF

FINK, dans sa première étude (xxiv) déterminant le pH du milieu digestif du *L. decemlineata* par la méthode colorimétrique, indique que chez l'adulte, celui-ci oscille entre 6,36 et 6,95. En 1932, reprenant ses recherches par la méthode potentiométrique de BODINE (3) il donne les chiffres suivants : liquide buccal pH 5,00 ; intestin antérieur pH 6,42 ; intestin moyen pH 5,00 ; intestin postérieur pH 5,40. Dans l'ensemble, le milieu serait particulièrement acide, surtout dans le liquide buccal régurgité par l'insecte.

Ces chiffres d'acidité des produits digestifs nous semblent un peu excessifs, tout au moins en ce qui concerne l'intestin proprement dit. JAMESON et ATKINS (13) en 1921 signalent par exemple chez un

insecte phytophage le *Bombyx mori* un pH 9 pour l'intestin moyen et un pH 5 pour la salive. Ils ont opéré sur des sécrétions non diluées alors que FINK a utilisé des macérations d'organes dans l'eau distillée. Appliquant la technique suivie par ces auteurs, sans avoir toutefois la précision qui aurait pu être obtenue par une méthode électrométrique, nous avons déterminé les pH suivants, chez l'insecte parfait et chez la larve du *L. decemlineata* et groupés dans le tableau XVIII (Indicateurs utilisés : Bromocresol vert, Bromocresol pourpre, Bromothymol bleu).

Les liquides utilisés provenaient directement d'organes, non de macérations.

TABLEAU XVIII

pH de divers liquides chez le Doryphore :

Liquide étudié ou lieu de son prélèvement	Larve	Insecte parfait
Salive	5,4 à 5,8	5 à 5,5
Intestin antérieur	6,6	6,6
Intestin postérieur	6,4 à 6,6	5,4 à 6,0
Intestin moyen :		
<i>a)</i> chez l'insecte à jeun	6,6 à 6,8	6,0 à 6,2
<i>b)</i> chez l'insecte normal	6,8 à 7,2	6,6 à 7,4
Sang de larve du 3 ^e et 4 ^e âge ou d'Imago.	6 à 6,8	6,6 à 6,8

L'acidité de l'intestin postérieur semble due à l'élimination d'un grand nombre de cristaux d'acide urique.

Le pH a une grande importance dans les phénomènes digestifs, chaque enzyme ayant son action limitée à une certaine marge de pH. Une étude particulière du pH optima pour chaque enzyme rencontrée a donc été abordée.

D). — ÉTUDE DYNAMIQUE DES ENZYMES :

Température et pH optimum pour les enzymes ; durée des actions enzymatiques. — L'opinion des auteurs, comme BOUNOURE (5), ayant étudié les enzymes en fonction du régime, ainsi que des expériences préliminaires, nous ont amené, pour la recherche du point de la plus grande activité enzymatique, à travailler

sur l'amylase, qui chez les insectes à régime phytophage est l'enzyme la plus active et la plus abondante. Nous avons utilisé pour les contrôles d'activité de l'amylase la méthode de la saccharification diastasique de l'amidon précisée par G. BERTRAND et THOMAS,

Pour les réalisations nous avons utilisé les détails techniques suivants : On prépare 50 cm³ d'un empois d'amidon à 1 % qui est refroidi à la température du laboratoire (18° C.). On remplit 10 tubes à essais avec 5 cm³ d'eau distillée et 2 gouttes d'une solution d'iode à 1 %. La série de tubes remplie, on ajoute 50 cm³ d'empois d'amidon, 20 cm³ de la solution d'enzyme et on recouvre le liquide avec du toluène, formant une couche de 2 centimètres. Toutes les 10 minutes, on prélève 1 cm³ du liquide de saccharification que l'on verse dans l'un des tubes. On obtient ainsi, par réaction de l'iode, une gamme de colorations qui va du bleu sombre au décoloré en passant par le violet, le rouge, le marron et le jaune : la couleur indique le degré de transformation de l'amidon. Le degré de transformation de l'amidon est déterminé par comparaison avec les solutions colorées standard dont les caractères sont les suivants :

Couleur	N° d'ordre	Indications à déduire
Bleu.....	6	Attaque nulle
Violet.....	5	Légère réduction en sucre
Rouge.....	4	Saccharification moyenne
Marron.....	3	» importante
Jaune.....	2	» presque complète
Incolore.....	1	totale

Après l'action des enzymes de l'intestin moyen du Doryphore sur les empois d'amidons, placés dans les milieux ayant divers pH, on obtient les colorations indiquées dans le tableau XIX.

La saccharification de l'amidon avec les diastases intestinales du Doryphore apparaît totale pour les pH compris entre 6 et 8, mais sa vitesse est maxima pour les pH allant de 6,8 à 7.

D'autres essais ont été conduits pour étudier les rôles de la température (par passage au frigidaire et dans différentes étuves) (méthode de CLARK et LUBS (7)). (Solutions tamponnées avec du carbonate de sodium et du phosphate bipotassique : étalon : bleu de bromothymol). Ils ont donné les résultats indiqués dans le tableau XX.

TABLEAU XIX. — *Variations de la rapidité de l'action de l'amylase du Doryphore en fonction du pH*

pH des milieux	6	6,2	6,8	7	7,2	7,6	8
Colorations observées et leurs numéros :							
Bleu 6.....	0	0	0	0	0	0	0
Violet 5.....	30	28	10	10	10	10	30
Rouge 4.....	70	50	40	30	40	50	60
Marron 3.....	100	90	60	40	50	70	110
Jaune 2.....	130	110	90	80	80	100	120
Incolore 1.....	150	130	120	120	130	140	150

TABLEAU XX

Activité des enzymes en fonction de la température au pH 7.

Température	Nombre de minutes pour atteindre la coloration ci-contre	Coloration obtenue et son numéro
0°C.....	150	Bleu 6
10°C.....	150	Violet 5
18°C.....	120	Incolore 1
24°C.....	80	Incolore 1
30°C.....	90	Incolore 1
50°C.....	140	Incolore 1
100°C.....	150	Bleu 6

Seules les températures comprises entre 18° C. et 50° C. ont permis une saccharification complète. A la suite de ces divers essais, on a adopté la température de 24° C., un pH allant de 6,8 à 7,2 et une durée d'action de 130 minutes dans la majorité des essais sur les enzymes.

E. — DÉTERMINATION DES DIVERS ENZYMES DU DORYPHORE

1^o Recherche des enzymes appartenant au groupe des Carbohydrases.

1) Enzymes du sous-groupe des Hexosidases (Maltase-Sucrase-Lactase). — Nous avons cherché à mettre en évidence chez le *L. decemlineata*, la présence de différentes hexosidases signalées par certains auteurs chez d'autres insectes, et à en mesurer l'activité.

La technique consiste à doser la transformation des dissacharides en glucose sous l'action des enzymes ; ces dosages, toujours établis comparativement avec des témoins soumis à une ébullition préalable pour détruire les enzymes, ont été faits par la méthode BAUDOIN-LEWIN (2) appliquée à l'étude des sucres des insectes par DRILHON (8) et qui utilise les propriétés réductrices du glucose pour libérer le mercure métallique d'une solution d'iodo-mercure de sodium. Le mercure est dosé par l'addition d'un volume déterminé d'iodate sulfurique qui, réagissant sur l'iodo-mercure en excès, libère une quantité déterminée d'iode. Cet iode oxyde le mercure qui se dissout et on titre l'halogène non combiné, au moyen de l'hyposulfite centinormal. Les teneurs en glucose sont alors fonction d'un coefficient donné.

Recherche de la maltase. — Dans une série de flacons Erlenmayer, on met 4 cm³ d'extrait d'enzyme, 10 cm³ de maltose en solution à 1 % dans l'eau distillée (solution préparée au moment même) et on recouvre d'une couche de 2 cm³ de xylol. Deux flacons reçoivent alors 4 cm³ d'enzyme qui ont été préalablement portés à l'ébullition au bain-marie, pendant 15 minutes. Ces deux flacons sont les témoins et après l'expérience, leur contenu sera examiné au point de vue bactériologique (culture sur bouillon de bœuf et bouillon de levure). Les flacons sont alors tous portés à l'étuve et au bout de 2 heures on fait les dosages.

Les dosages de glucose donnent les chiffres suivants exprimés en milligrammes par centimètre cube. L'abondance de glucose indique l'intensité de la décomposition du maltose ; elle caractérise la présence de la maltase et l'intensité de son action.

TABLEAU XX bis. — Recherche de la maltase.

Caractère du milieu	Enzymes de la Larve	Enzymes de l'Imago
pH 6,3	4,61 à 4,82	4,46 à 4,56
pH 6,7	5,07 à 5,11	5,02 à 5,12
pH 7	5,14 à 5,25	5,10 à 5,21
pH 7,3	5,26 à 5,37	5,24 à 5,28
pH 7,7	5,43 à 5,48	5,32 à 5,36

La maltase existe donc chez le Doryphore et se trouve sensiblement en même quantité chez l'Imago et chez la larve ; son activité maxima est pour les pH compris entre 7 et 7,7.

Recherche de la sucrase. — On opère comme pour la maltase, mais en remplaçant le maltose par du saccharose. Les doses de glucose obtenues exprimées en milligrammes, sont les suivantes :

TABLEAU XX ter. — Recherche de la sucrase.

Caractère du milieu	Enzymes de la Larve	Enzymes de l'Imago
pH 6,3	4,7 à 4,72	4,67 à 4,69
pH 6,7	4,74 à 4,76	4,71 à 4,72
pH 7	4,8 à 5,01	4,73 à 4,75
pH 7,3	1,90 à 1,92	1,83 à 1,89
pH 7,7	1,15 à 1,17	1,12 à 1,14

Les enzymes de l'intestin moyen contiennent de la sucrase ; celle-ci paraît être en même quantité chez la larve et l'insecte parfait ; son activité la plus grande est entre les pH 6,3 et 7.

Recherche de la lactase. — La même technique opératoire est utilisée, mais en partant de lactose. Les doses de glucose obtenues, exprimées en milligrammes sont les suivantes :

TABLEAU XX quat. — Recherche de la lactase.

Caractère du milieu	Enzymes de la Larve	Enzymes de l'Imago
pH 5	7,13 à 7,17	7,10 à 7,15
pH 5,5	7,48 à 7,72	7,43 à 7,54
pH 6	8,12 à 8,2	8,1 à 8,19
pH 6,3	8,16 à 8,25	8,14 à 8,17
pH 6,7	8,24	8,17 à 8,18
pH 7	8,27 à 8,29	8,20 à 8,21
pH 7,3	8,17 à 8,18	8,17 à 8,20
pH 7,7	8,12 à 8,16	8,14 à 8,17

La lactase existe dans les sécrétions intestinales des insectes en même quantité chez les larves et les imagos, et le pH optima pour son activité est entre les valeurs 6 et 7,7.

Les hexosidases existant dans le tube digestif du Doryphore sont variées, elles ont leurs conditions optima d'activité autour du pH 6,8, c'est-à-dire dans un milieu très légèrement acide.

2) Enzymes appartenant au groupe des Esterases (Lipase et Monobutyrynase). — Les auteurs ayant étudié les enzymes des insectes, sont arrivés à préciser que certaines enzymes sont très caractéristiques d'un régime alimentaire. Ainsi BOUNOURE indique la lipase comme spécifique du régime carnivore. Des insectes végétariens, tels que les Melolonthiens n'ont que des traces de lipase, alors que les Dytiques, les Carabes, ont une diastase lipasique très abondante. Il conclut que la production d'une lipase intestinale est chez les Coléoptères, en rapport étroit avec la teneur plus ou moins élevée en corps gras des substances qui composent normalement l'alimentation. BOUNOURE signale encore que, à l'inverse des carnivores, on rencontre chez les insectes végétariens la monobutyrynase, qui saponifie un éther simple de la glycérine, avec mise en liberté d'acide butyrique.

Nous avons recherché sur le *L. decemlineata*, ces deux enzymes et la technique suivante a été adoptée : des émulsions d'huile d'olive neutre, ou des solutions de monobutyryne étaient mises en présence des enzymes à l'étuve à 24°C., pendant 24 heures ; au bout de ce temps, l'acidité était mesurée par une solution de soude

à 5 % en présence de phénolphthaléine. Les résultats ont été les suivants :

	Acidité exprimée en cm ³ de soude utilisée par cm ³ de solution	
	Enzymes de la Larve	Enzymes de l'Imago
a) Dans les émulsions d'huile	0,35 à 0,65	0,75 à 1,16
b) Dans les solutions de mono- butyrine.....	4,45 à 5,35	5,85 à 6

Il existe dans le Doryphore une lipase et une monobutyrynase, la seconde étant de beaucoup la plus importante. Ces deux diastases se rencontrent également chez les larves et les imagos, mais il y a tendance vers un maximum d'intensité au premier stade. Les résultats obtenus sur le *L. decemlineata*, insecte végétarien, apparaissent bien en accord avec la remarque générale faite par BOUNOURE. Dans les périodes où joue le cannibalisme signalé par GIBSON, il serait intéressant de rechercher si les quantités de lipase chez ces Doryphores se sont accrues.

3) Enzymes appartenant au groupe des Protéases (enzyme protéolytique). — Cette enzyme qui existe chez tous les insectes, bien qu'elle soit abondante surtout chez ceux franchement carnivores (PORTIER), méritait d'être recherchée chez le *L. decemlineata*.

Des expériences préliminaires furent faites en utilisant des œufs cuits, suivant la technique de FIESSINGER et MARIÉS (10) ; ils ont montré des cupules de digestion, et l'on a continué en prenant la méthode plus précise dite des tubes de METT, complétée selon les remarques de SCHUTZ et BORISSOW.

La technique que nous avons utilisée a été la suivante : on prépare une solution de 5 % de gélatine stérilisée, que l'on coagule à la glacière, après avoir introduit au sein du liquide et pendant toute la manipulation (stérilisation) des tubes en verre calibrés, longs de 20 millimètres et ayant 1 millimètre de diamètre. Après la coagulation, on extrait ces tubes, les nettoie soigneusement, puis on les conserve à la glacière. On prépare ensuite des tubes à essais, remplis de 2 cm³ 5 d'extrait d'enzyme de pH7 et un certain nombre de tubes témoins comportant l'extrait d'enzyme dont l'activité a été détruite par une ébullition prolongée. On ajoute dans chaque tube un cristal

de thymol et un tube de gélatine ; on recouvre de 2 cm³ de benzène et on laisse les réactions se faire pendant 24 heures à 18° C.

Les rapports entre les longueurs en millimètres de la colonne de gélatine digérée, dans les deux séries d'essais, traduisent l'activité protéolytique de l'enzyme. Cependant SCHUTZ et BORISSOW ont montré que ce n'était point là un relevé exact et que les pouvoirs digestifs de divers sucs protéolytiques étaient entre eux, non point comme les vitesses de digestion mais comme les carrés de ces vitesses, c'est-à-dire comme les carrés des millimètres de gélatine digérée, dans un même temps, par les sucs. C'est cette formule de correction que nous adopterons ici et qui permet de définir les « pouvoirs digestifs. »

En appliquant ces notions, nous avons obtenu les résultats suivants :

TABLEAU XXI. — Recherche des Protéases

Sécrétions prélevées	Activité de l'enzyme			
	Chez la Larve exprimée		Chez l'Imago, exprimée	
	en mm. de gélatine digérée	en pouvoir digestif	en mm. de gélatine digérée	en pouvoir digestif
Sécrétion de l'intestin moyen	2	4	3	9
Salive (diluée à 50%)	20	400	20	400

Les protéases existent chez la larve et l'insecte parfait, elles sont un peu plus abondantes à ce stade et se rencontrent dans l'intestin, mais surtout dans la salive. Ces constatations sont en accord avec les observations de BOUNOURE sur les sécrétions intestinales de *Blaps*, insectes également végétariens et sur la salive des *Silphes*, insectes partiellement végétariens.

F. — REMARQUES SUR LES DIFFÉRENCES DE DEGRÉS D'ACTION ENZYMATIQUE ENTRE LA LARVE ET L'INSECTE PARFAIT.

Les relevés présentés montrent qu'il existe parfois de petites différences entre les degrés d'actions enzymatiques entre les larves et les insectes parfaits, ces derniers présentant tantôt l'action maxima, tantôt l'action minima. Pourtant à ces deux stades l'insecte a le même régime alimentaire.

Nous croyons utile de rapprocher ces faits avec les différences d'activité interne existant chez les larves et les insectes parfaits sur lesquels nous avons opéré et dont le détail est donné page 85.

La fonction digestive de la larve contribue à l'emménagement de réserves alors que chez, l'insecte parfait de printemps, les produits assimilés ont une utilisation immédiate. Nous n'avons pu examiner les enzymes des insectes parfaits de la génération d'été, mais il serait intéressant de voir s'ils ne sont pas beaucoup plus proches de ceux de la larve, la période aérienne de ces insectes étant consacrée à peu près uniquement à l'emménagement de réserves.

Il est possible que, pour une part, ces faits soient dus à un jeûne plus intense subi par les larves dans les conditions expérimentales utilisées.

Dans un récent travail, YAMAFUGI, HIRAIWA et GOTO (29) ont en effet montré que l'activité des enzymes du *B. mori* était en rapport avec l'activité biologique de l'insecte et que de mauvaises conditions d'élevage diminuent la production des enzymes et leur puissance d'action.

Les mêmes auteurs ont également montré que du simple point de vue enzymatique, les races de *B. mori* avaient entre elles de grandes différences. Or nous travaillons sur des populations hétérogènes d'insectes, il est possible que, chez ces derniers, des questions de races biologiques interviennent et qu'il y ait une certaine hétérogénéité (1).

(1) Cette remarque confirme l'importance du souhait formulé depuis des années par M. TROUVELOT, que tous les essais délicats d'insectes, soient faits sur une même lignée bien connue et suivie, d'année en année, au laboratoire. Malheureusement, des questions d'ordre budgétaire se sont jusqu'à ce jour opposées à la réalisation de ce progrès.

G. — LES ENZYMES CHEZ LES INSECTES VIVANT UNIQUEMENT SUR *S. DEMISSUM*

Ce point n'a pu être encore examiné, mais nous le signalons ici pour indiquer qu'il n'est pas perdu de vue et a été inscrit au programme pour l'avenir.

H. — ACTION DES ENZYMES SUR LES ALIMENTS

Se rapporter sur ce sujet au chapitre V sur la digestion (page 94)

CONCLUSIONS

La salive contient abondamment de l'enzyme protéolytique qui attaque les albumines.

Les sécrétions réunies dans l'intestin moyen contiennent en plus des diastases salivaires précitées, les sécrétions suivantes : amylase, maltase, sucrase, lactase, lipase, monobutyrase avec conditions optima d'activité pour des pH compris entre 6-7 à la température de 24°C. L'insecte a une grande variété de diastases ce qui lui permet une alimentation variée (1).

La prédominance des monobutyrases sur les lipases, la distribution des protéases sont en accord avec des faits analogues reconnus caractéristiques de nombreux Coléoptères végétariens.

Les sécrétions sont analogues entre les larves et les insectes parfaits printaniers avec certaines variations que l'on peut être tenté de rapprocher des différences, non de régime, mais d'utilisation d'une partie des aliments entre ces deux stades, l'insecte au premier stade constituant des réserves et au second développant surtout ses organes génitaux.

(1) Il serait intéressant de voir si les autres *Leptinotarsa* (*L. Juncta* entre autre) qui ne se développent jamais (abondamment du moins) sur *S. tuberosum* n'ont pas des caractères diastasiques différents et, dans l'affirmative, les rapports qu'ils auraient avec un élargissement du régime alimentaire.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1903. AXENFELD. — Invertin im Honig und im Insektendarm (*Centralbl. f. Physiol.*, Bd. XVII, p. 268-269).
2. 1927. BAUDOUIN-LEWIN. — (*Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. IX, n° 3, p. 280).
3. 1925. BODINE (J. H.) et FINK (D. E.). — A simple microvessel with electrode for determining the hydrogen ion concentration of small amounts of fluids (*J. of Gen. Physiol.*, VII, pp. 735-740).
4. 1925. BODINE (J. H.). — Physiology of Orthoptera (*Biolog. Bull.*, XLVIII, pp. 79-82).
5. 1919. BOUNOURE (L.). — Aliments, chitine et tube digestif des Coléoptères (*Thèse Fac. Sci.*, Paris, Hermann Edit.).
6. 1936. BROWN (A. W. A.) et FARBER (L.). — (*Biochem.*, I. 30, pp. 1107-1168).
7. 1917. CLARK (W. M.) and LUBS (H. A.). — (*J. Bact.*, A. I, pp. 109-121).
8. 1931. DRILHON (A.). — Thèse Fac. Sci., Paris.
9. 1935. DUSPIVA (F.). — (*Zt. f. vergl. Physiologie*, XXI, pp. 632-644).
1936. — Emploi de l'électrode de verre dans la mesure du pH dans le suc intestinal des mites (*Z. Physiol. Chem.*, 241, pp. 168-176).
10. 1910. FIESSINGER et MARIE. — Les ferments digestifs des leucocytes (Paris, Maloine Edit.).
11. 1934. GALZOWA (R.). — (*Zool. Journ. Moscou*, XIII, pp. 186-194).
12. 1931. HOBSON (R. P.). — Studies on the nutrition of blow fly larvae (*Journ. of exper. Biol.*, VIII, pp. 109-123).
13. 1921. JAMESON-ATKINS. — (*Bioch. Journ.*, XV, pp. 209-212).
14. 1875. JOUSSET DE BELLESME. — Recherches expérimentales sur la digestion des insectes et en particulier de la Blatte.
1876. — Recherches sur les fonctions des glandes de l'appareil digestif des insectes (*C. R. Acad. Sci.*, t. LXXXII, pp. 97-99).
15. 1882. KRUKENBERG (C.). — Vergleichende physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge (*Untersuch. Physiol. Inst. Univ. Heidelberg*), Bd II, pp. 1-45.
16. 1933. MACLERRAS (M. J.) and FRENEY (M. R.). — Observations on the nutrition of maggots of australian blow flies (*Journ. of exper. Biol.*, X, 237-246).
17. 1908. METALNIKOFF (S.). — Recherches expérimentales sur les chenilles *Galleria mellonella* (*Arch. Zool. Expérimentale et gén.*, 4^e série, t. VIII, pp. 489-688).
18. 1930. MEYER (P. F.). — (*Zeitschr. vergl. Physiol.*, XI, pp. 173-209).
19. 1928. PERTZOFF (V.). — Sur la lipase des chenilles de *Galleria mellonella* (*C. R. Acad. Sci.*, t. CLXXXVII, p. 253).

20. 1874. PLATEAU (F.). — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes (*Acad. Roy. Belg.*, 2^e série, t. XLI, 1^{re} partie, p. 1-124).
21. 1904. PORTA (A.). — La funzione pancreo-epatica negli insetti (*Anat. Auz.*, t. XXIV, pp. 97-111).
22. 1911. PORTIER (P.). — Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques (*Arch. Zool. expér. et gén.*, 1^{re} série, t. VIII, pp. 89-379).
23. 1914. ROLLAND (P.). — Contribution à l'étude du tube digestif et de la digestion chez les Orthoptères (*Dipl. Etud. Sup.*, Paris).
24. 1909. ROQUES (X.). — Sur la variation de quelques diastases pendant la métamorphose chez un Tricoptère, *Limnophilus flavicornis* FABR. (*C. R. Acad. Sci.*, t. CXLIX, pp. 319-321).
25. 1929. TAHIR-BEY. — Recherches histophysiologiques sur le tube digestif du ver à soie au cours de la mue (*Bull. Hist.*, VI, pp. 361-370).
26. 1934. TIRELLI. — Le attuali conoscenze fisiologiche sulla alometabolia degli Insetti (*Riv. di Biol.*, XVI, pp. 433-491).
27. 1927-1928. — WIGGLESWORTH (U. B.). — Digestion in the cockroach (*Bioch. Journ.*, XXI, pp. 791-796-797-811 et XXII, pp. 150-161).
28. 1936. YAMAFUGI (K.). — Das Verhalten der Amylase beim Seidenspinner unter ungünstigen Lebensbedingungen (*Bioch. Zeit.*, CCLXXXVII, pp. 23-25).
— Au sujet de la bochimie du ver à soie (*Bioch. Zeit.*, CCLXNXVI, pp. 225-228).
29. 1936. — YAMAFUGI (K.) HIZAIMA GOTO. — Die Amylaseaktivität als Rasenmerkmal bei den Seidenraup (*Bioch. Zeit.*, CCLXXXVI, pp. 229-231).

CHAPITRE V

LA DIGESTION ET REMARQUES SUR LA NUTRITION

A. — ACTION DES ENZYMES SUR LES ALIMENTS

Technique d'étude « in vitro ». — La technique suivie à cet effet a pour principe l'application des enzymes sur des extraits de plantes.

Pour comparer dans leurs détails les effets des enzymes sur les jus de *S. tuberosum* et de *S. demissum*, une importante suite d'essais s'imposait. Devant le matériel considérable qu'il nous était nécessaire d'obtenir pour mener à bien ces recherches, nous avons été obligé de nous limiter à étudier uniquement l'action des enzymes sur les hydrosacharides et les sucres réducteurs, action contrôlée par des dosages du glucose apparaissant dans les produits de ces digestions artificielles.

Les plantes utilisées pour ces essais (1) faits en juillet, étaient âgées de 2 mois et demi et provenaient de rameaux bouturés en pots garnis de sable humide, envoyés par le Laboratoire d'Ahun.

Avant leur traitement, les plantes étaient laissées en repos un jour, avec le bas de leur tige trempant dans l'eau. Le lendemain on prélevait les feuilles du sommet et quelques feuilles adultes, soit en tout 15 grammes pour chaque végétal. On broyait les feuilles dans un mortier avec du sable de Fontainebleau, puis on reprenait ce broyat par 100 cm³ d'eau distillée tiède, on agitait le liquide pendant 15 minutes, puis centrifugeait rapidement ; les culots formés de sable et de morceaux de feuilles étaient éliminés. L'extrait recueilli dans un vase d'Erlenmayer, se montrait trouble, homogène et d'un beau vert. On lui ajoutait quelques cristaux de thymol, puis on le recouvrait d'huile de vaseline et le conservait à 0°.

(1) Pour le *S. tuberosum* nous avons employé la variété Mittelsfrühe.

Le lendemain les extraits ainsi préparés et amenés au pH 6.8 étaient traités par les enzymes. Après 2 heures, les sucres étaient dosés par la méthode de BAUDOIN-LEWIN et l'on comparait les résultats obtenus avec les dosages donnés par des préparations témoins, c'est-à-dire ne contenant pas d'enzymes.

Comparaison des effets produits sur *S. tuberosum* (témoin) et *S. demissum*, par les enzymes. — L'étude de l'action des enzymes a été faite sur 2 cm³ de macération de tissus intestinaux (voir préparation page 80) avec 10 cm³ d'extrait de plante. Pour les témoins les macérations de tissus intestinaux sont passés pendant 2 heures à l'étuve à 110° C. Les mélanges ont été gardés pendant 12 heures à la température de 24°C, et leur analyse a fourni les chiffres consignés dans le tableau XXII. Les chiffres donnent le nombre de milligrammes de glucose par cm³.

TABLEAU XXII

Action in vitro des enzymes sur des extraits aqueux de feuilles de S. tuberosum et de S. demissum.

(chiffres indiquant la richesse en sucres réducteurs des solutions)

	Avec enzyme de Larve	Avec enzyme d'Insecte parfait	Avec enzyme détruit
Extraits de :			
<i>S. tuberosum</i>	7,2	8,06	1,55
	7,2	9,06	1,55
<i>S. demissum</i>	5,6	5,64	1,6
	6,4	4,8	1,6
Différence moyenne entre les deux extraits.	± 1,2	÷ 4,0	— 0,05

Une certaine différence entre les deux digestions *in vitro* des extraits de *S. tuberosum* et de *S. demissum* apparaît ; les premières fournissaient sensiblement plus de sucres réducteurs, surtout sous l'action des enzymes pris sur des insectes parfaits.

On pourrait attribuer ce résultat à une complexité plus grande des polysaccharides contenus dans le *S. demissum* et qui rendrait difficile, lente ou impossible leur hydrolyse par les enzymes digestifs du

Doryphore. Une autre hypothèse consisterait à penser que *S. demissum* contient moins de substances hydrolysables que *S. tuberosum* ; une autre encore que des principes du *S. demissum* entraînés par l'extrait ont eu une action inhibitrice sur les diastases digestives, ralentissant ou arrêtant à un certain moment les décompositions qu'elles causent. Cette dernière hypothèse a été examinée en réalisant une expérience comme la précédente, mais en ajoutant aux extraits de feuilles une même quantité d'empois d'amidon. Les résultats ainsi obtenus sont consignés dans le tableau XXIII ; ils indiquent les richesses en sucres réducteurs après adjonction des enzymes et macération de 2 heures à 24° C.

TABLEAU XXIII

Action des enzymes sur l'amidon en présence d'extraits aqueux végétaux

	Avec enzyme de Larve	Avec enzyme d'Insecte parfait	Avec enzyme détruit
<i>S. tuberosum</i>	40,3	20,1	1,55
	36,2	23,3	1,55
<i>S. demissum</i>	32,2	25,8	1,6
	29,8	21,1	1,6
Différence moyenne entre les deux extraits	+ 7	- 2	+ 0,05

L'expérience montre que l'empois d'amidon est largement hydrolysé dans les deux cas, c'est-à-dire que si *S. demissum* a une action inhibitrice, celle-ci ne peut qu'être faible ; il semble qu'il faille plutôt s'orienter vers les deux premières hypothèses. Leur étude est reportée à des travaux ultérieurs.

Durée de la digestion « in vivo » ; nature et fréquence des fèces.

— Un certain nombre de remarques nous permettent d'établir comme suit la rapidité du passage des aliments dans le tube digestif, à 18° C, et pour des insectes ayant les âges suivants :

Stade :	Rapidité de passage des aliments :
Larve du 1 ^{er} âge	environ 1/2 h. à 1 h.
Larve du 2 ^e âge	environ 3/4 h. à 1 h. 1/2
Larve du 3 ^e âge	environ 2 h.
Larve du 4 ^e âge	environ 2 h.
Imago	environ 3 h. à 4 h.

Chez les larves du 4^e âge et les imagos normalement alimentés avec *S. tuberosum*, les défécations ont lieu au moins toutes les 2 heures ; elles sont semi-liquides (80 % d'eau). Examinées au microscope, on y distingue des débris végétaux et plus spécialement les vaisseaux du bois qui ne sont jamais attaqués, les poils et des déchets variés informes. On remarque également des cristaux ronds ou en tombeaux appartenant à des formes uratiques. La flore est simple, les cultures sur différents milieux (gélose, bouillon de bœuf), n'ont révélé que du *Bacillus subtilis*.

Lorsque l'on nourrit les insectes avec du *S. demissum*, les durées de traversée du tube digestif par les aliments paraissent plus longues ; les défécations sont deux fois moins fréquentes, mais il faut se rappeler que l'alimentation sur cette plante, est, elle aussi, au moins deux fois plus petite. Quand on fait passer une larve de *S. tuberosum* sur *S. demissum*, ses défécations se ralentissent avant l'évacuation complète de son tube digestif. Un autre caractère marquant est la nature sèche des fèces et la difficulté d'expulsion de celles-ci, surtout chez les larves. On semble assister à une absorption élevée de l'eau des aliments par les insectes, puis chez les larves à une défectuosité de fonctionnement des muscles évacuateurs, avec rétention anormalement longue des déchets dans l'ampoule rectale.

Chez les insectes sous-alimentés en *S. tuberosum* (ration réduite au 1/3) on n'observe pas ces derniers phénomènes ; ceux-ci semblent bien correspondre à des troubles caractéristiques d'une action directe du *S. demissum*.

Attaque « in vivo » des amidons. — Après passage dans le tube digestif, l'amidon contenu dans les feuilles de pommes de terre, est peu attaqué par l'amylase sécrété par le Doryphore : les fèces contiennent des grains ayant des dimensions identiques à celles des grains contenus dans l'aliment.

Toutefois, en donnant à des insectes parfaits pendant plusieurs jours exclusivement des tubercules coupés en tranches minces, peu à peu, on constate qu'une attaque de l'amidon apparaît et qu'à partir des 4^e et 5^e jours tous les grains ont les corrosions caractéristiques des actions diastasiques. L'insecte semble avoir été capable de présenter des modifications de ses sécrétions liées à la nature de l'aliment ingéré ; il y a là un indice de grandes possibilités digestives, possibilités utiles pour permettre des variations notables de régime. Les

enzymes du Doryphore dans ces circonstances attaquent les grains d'amidon par érosion régulière périphérique, forme différente de celle réalisée par des insectes de la farine, comme *Ephestia*, insectes chez lesquels l'attaque se présente sous la forme de cavités de digestion. Il est possible que ces caractères soient seulement en rapport avec la nature des amidons.

Attaque « in vivo » des chlorophylles. — Les chlorophylles subissent, sous l'action de certains ferments digestifs, des transformations qui ont été précisées chez divers vertébrés par les travaux de ROTHMUND (7) et de ses collaborateurs, et chez les invertébrés par quelques travaux plus récents, en particulier ceux de FISHER et HENDSCHEL (4) sur *B. mori*, ceux de BROWN (1) sur *Melanoplus* et enfin ceux de MARCHLEWSKI et URBANCZYCK (6). Reprenant ces études sur le Doryphore, nous avons utilisé les méthodes de spectrochimie de fluorescence et d'absorption (1) pour l'identification des chlorophylles et de leurs dérivés.

Quand la fluorescence des pigments chlorophylliens est excitée par la lumière ultra-violette, la lumière émise comprend des bandes spectrales dans le spectre visible et l'infra-rouge, dont les axes sont bien définis et enregistrables sur plaques photographiques (DHERE et RAFFY) (2).

Les bandes d'absorption des chlorophylles sont caractéristiques et enregistrables également sur plaques.

L'ensemble des caractères des produits purs est résumé dans le tableau XXIV, établi d'après les travaux de DHERE et RAFFY.

Il faut ajouter que si l'on utilise les plaques sensibilisées pour le proche infra-rouge (Agfa-infra-rot 730), on trouve que le spectrogramme de fluorescence des pigments chlorophylliens mis en solution éthérée, présente une seconde bande avec axe à 730 m μ et caractéristique de la chlorophylle *a* (DHERE et RAFFY) (2).

Pour l'étude des fèces du Doryphore, nous avons fait des extraits éthérés de la manière suivante : les matières fécales étaient broyées dans l'éther, la solution filtrée et recueillie dans des tubes en quartz.

(1) Nous tenons à remercier ici M^{lle} RAFFY qui nous a appris ces techniques. Cette collaboration a fait l'objet d'une note préliminaire. A. RAFFY et R. G. BUSNEL (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXXVI, p. 682, 1937).

Nous tenons également à remercier le Professeur DHERE et M. FONTAINE pour les conseils éclairés qu'ils nous ont apportés dans la lecture des clichés et l'interprétation des résultats.

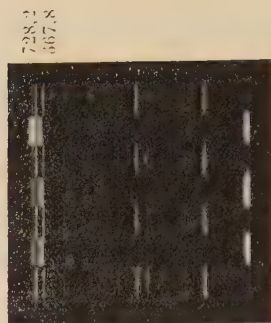
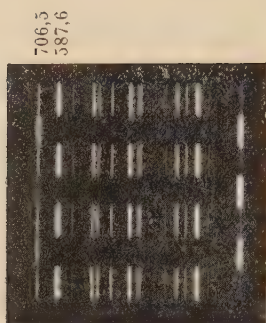
Des extraits servant de témoins étaient préparés en partant de feuilles fraîches de *S. tuberosum*.

TABLEAU XXIV. — *Caractères optiques des chlorophylles et de leurs dérivés dans le spectre visible*

Corps purs en solution dans l'éther éthylique pur	Longueurs d'onde des axes des bandes d'absorption exprimées en m μ	
	Spectrogramme de fluorescence	Spectrogramme d'absorption
Chlorophylle (<i>a</i> + <i>b</i>)	662,5 à 665	660,5 à 662
Chlorophylle <i>a</i>	662 à 664	
Chlorophylle <i>b</i>	645 à 647	
Phéophorbide <i>a</i>	670	668
Phéophorbide <i>b</i>	658,5	658,8 à 657,5
Phéophorbide (<i>a</i> + <i>b</i>)		657

La spectrographie des extraits, donne les spectres dont les photographies sont groupées sur la figure n^o 29, les axes des bandes d'absorption particulières à ces spectres sont résumées dans le tableau XXV.

L'examen comparatif des chiffres résumés sur les tableaux nous amène à faire un ensemble de constatations. D'abord le broyat de feuilles de *S. tuberosum* apparaît particulièrement riche en chlorophylle *a*. On sait, d'après les travaux de WILLSTÄTTER et STOLL (8) que chez les Dicotylédones, le rapport entre les chlorophylles *a* et *b*, est à peu près fixe ; pour une molécule *b*, on a environ 3 molécules de *a* ; celle-ci est donc toujours la plus abondante.



Cliché I.

Plaque Ilford panchromatic.

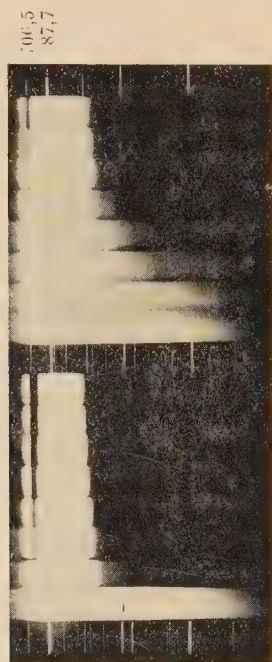
Cliché II.

Plaque Agfa infra rot 750.

Spectrogramme de fluorescence de la chlorophylle extraite de la feuille de *Solanum tuberosum* Lin. et des dérivés dans les excréments du *Leptinotarsa decemlineata* Say.

Sur chaque cliché : de haut en bas : 1^{er} spectre, chlorophylle de la feuille ; 2^e spectre dérivé des excréments des adultes ; 3^e spectre, dérivé des larves.

Ces spectres sont encadrés par les raies de référence Hélium-Mercure.



1. Imago.

2. Larve.

Cliché III ; Spectrogrammes d'absorption des dérivés de la chlorophylle dans les excréments.

1^{er} spectre (en haut). Excréments des imagos.

2^e spectre (en bas). Excréments des larves.

Raies de références : Hélium Mercure. Plaques Ilford Panchromatic.

Figure 29. — Étude spectrographique des excréments du *L. decemlineata*

TABLEAU XXV.

Extrait contenant les chlorophylles de	Longueur d'ondes des bandes exprimées en m μ	
	Spectre de fluorescence	Spectre d'absorption
1 ^o Bandes d'absorption du spectre visible (plaque Ilford Panchromatic)		
Feuilles <i>S. tuberosum</i>	661	—
Excréta de larves.....	666	661-663
Excréta d'imago.....	668	666-668
2 ^o Bandes d'absorption du spectre infra-rouge (plaques Agfa infra-rouge)		
Longueurs d'ondes des bandes d'absorption exprimées en m μ		
Spectre de fluorescence		
Chlorophylle pure (témoin)		730
Feuilles de <i>S. tuberosum</i>		729
Phéophorbide (témoin).....		730
Excréta de larve		720
Excréta d'imago		724

Après leur passage dans le tube digestif de l'insecte, les substances ingérées présentent les raies spectrales suivantes : (Tableau XXVI).

TABLEAU XXVI

Déterminations des éléments digérés indiquant le terme de leur dégradation

	Longueurs d'ondes en m μ	Longueurs d'ondes les plus voisines données par des produits purs
a) Digestion par la larve :		
Fluorescence dans le visible.....	666	662 à 665 chlorophylles <i>a + b</i>
Fluorescence infra-rouge	720	670 phéophorbides
Absorption	661 à 663	730 chlorophylles et phéophorbides
b) Digestion par l'imago :		
Fluorescence dans le visible.....	668	668 phéophorbides
Fluorescence infra-rouge	724	670 phéophorbides
Absorption	666 à 668	730 chlorophylles et phéophorbides
		668 phéophorbides <i>a</i>

Ceci amène à penser qu'une attaque des chlorophylles a lieu chez la larve comme chez l'imago, mais qu'elle est plus avancée chez ce dernier stade pour lequel les excréta présentent les caractères des phéophorbides de la manière la plus accusée. Toutefois les transformations ne paraissent pas être complètes, les chiffres indiquant plutôt des mélanges de substances.

Les dérivés chlorophylliens trouvés dans les fèces de *Bombyx mori* ont été identifiés avec des chlorophylles démagnésiées (phéophorbides) ; une transformation du même ordre semble se produire dans le tube digestif du Doryphore ; toutefois pour cet insecte végétarien la transformation est moins poussée que chez d'autres insectes et ne conduit pas à la phyllobombicine, composé rencontré par FISHER (4) chez un Lépidoptère phytophage, le *B. mori* ou l'anhydro-b-phyllo-taonine, autre composé rencontré par MARCHLEWSKI (6) chez un orthoptère phytophage.

Il était intéressant de savoir si des dégradations analogues ont lieu pour les chlorophylles du *S. demissum*, mais ce travail a dû être reporté pour des recherches ultérieures.

B. — REMARQUES SUR LA NUTRITION

Les aliments ingérés par le Doryphore sont attaquables par les enzymes secrétées par celui-ci et donnent des composés assimilables, en particulier des sucres à poids moléculaires réduits dont la présence a été mise en évidence. Passant dans l'hémolymphe, ces composés vont servir à l'entretien énergétique de l'insecte et au développement de divers organes, ce dernier processus se traduisant par une « croissance pondérale » globale.

La valeur nutritive des aliments pourra être examinée dans ses grandes lignes par la mesure de la croissance pondérale d'insectes jeunes recevant de la même manière, divers aliments. L'établissement de jeux de courbes, donnant d'une part l'alimentation d'un insecte, d'autre part la croissance pondérale, est intéressant à cet égard ; l'examen comparatif de ces graphiques permet aussi de se rendre compte dans une certaine mesure, si l'alimentation reçue a une valeur quantitative et qualitative suffisante.

Rapports entre la croissance et l'alimentation prise sur *S. tuberosum*. — En se rapportant aux données biométriques précédem-

ment citées, on voit qu'en élevage, à une température moyenne de 18° C., des larves mises sur *S. tuberosum*, consomment par individu environ 2.000 mm² de feuillage, ce qui représente 520 milligrammes de substance fraîche, dont 130 milligrammes de matière sèche. Cette alimentation leur a permis d'atteindre par individu le poids moyen de 180 milligrammes ; le rapport $\frac{520}{180} = 2,9$ laisserait à penser que le tiers de l'aliment ingéré est utilisé par l'insecte pour son propre développement pondéral (voir graphique n° 8).

Si l'on résume les chiffres moyens donnés par nos élevages pour les divers stades évolutifs du Doryphore, on trouve les chiffres résumés dans le tableau XXVII :

TABLEAU XXVII

Alimentation totale d'un individu au cours de sa vie.

Stades	Consommation de tissus foliaires	Croissance pondérale moyenne de l'insecte
Larve	20 cm ²	0 mmgr. 06 à 170 mmgr.
Imago, de sa formation jusqu'à l'hibernation	20 à 25 cm ²	120 mmgr. à 150 mmgr.
Imago, de sa sortie au printemps, jusqu'aux grandes pontes (1 mois).....	7 cm ²	150 mmgr. à 180 mmgr.
Total	47 à 52 cm ² ;	gain de poids = 180 mmgr.

GIBSON (xxvi) indique comme total de consommation d'un insecte au cours de sa vie 250 cm², soit un chiffre nettement plus élevé. Une partie de la différence avec nos mesures semble provenir du fait que les chiffres de GIBSON concernent toute la vie de l'adulte, même lorsque celui-ci, au moment des pontes abondantes, n'augmente plus de poids, alors que nous nous sommes arrêtés dans nos mesures au début des pontes.

Les 50 cm² de feuilles qu'un Doryphore consomme, correspond à 1 gramme de matière végétale (dont 0 gr. 520 d'eau et 0 gr. 130 de matière sèche), soit environ six fois le poids atteint par l'insecte à la fin de sa croissance pondérale.

Rapports entre la croissance et l'alimentation prise sur *S. demissum*. — Les élevages faits sur *S. demissum* donnent des courbes de croissance pondérale à inclinaison très faible et analogue à celle des courbes d'alimentation journalière. Cette particularité est à rapprocher de phénomènes de même ordre montrés récemment par LANDI (5) et DEMJANOVSKI (3) sur des larves de *Bombyx mori* élevées avec des aliments différents.

Comme sur *S. demissum* les insectes mangent beaucoup moins que sur *S. tuberosum*, il était nécessaire dans l'étude du ralentissement de la croissance pondérale de l'insecte d'examiner dans quelle mesure le phénomène s'expliquait par la sous-alimentation subie (déficience alimentaire quantitative) et si une part ne revenait pas à une action directe de certains composés de la plante sur l'insecte. Dans ce but M. TROUVELOT a préconisé de mettre dans le plus grand nombre possible d'essais, un terme de comparaison spécial, offert par des insectes recevant en *S. tuberosum*, journellement, la quantité de feuille que les insectes suivis sur *S. demissum*, dans les mêmes conditions, prenaient dans le même temps (insectes sous-alimentés). Un autre témoin fort utile à considérer, est donné par des insectes laissés en jeûne absolu.

Les élevages en sous-alimentation sont particulièrement difficiles à bien conduire et demandent beaucoup de temps et de matériel ; bien des fois nous n'avons pu encore les réaliser et leur étude a dû être reportée. Toutefois nous en avons effectué certains (1) qui ont montré entre autre que, sur élevages en plein air sur plantes abritées par des cages les insectes vivaient moins bien en sous-alimentation sur *S. tuberosum* que ceux laissés sur *S. demissum* et même que ceux laissés simplement en jeûne (2).

Dans nos essais, les larves des 2^e et 3^e âges alimentées sur *S. demissum* croissent très lentement, leur courbe de poids augmente un peu, mais la mort survient assez rapidement pour beaucoup d'entre elles (7 à 8 jours). Dans les mêmes conditions, les individus témoins sous-alimentés, ne croissent plus, mais par contre leur courbe de poids se maintient en un plateau assez long ; on aboutit cependant à la mort au bout d'un certain temps (5 jours). Enfin les larves mises à

(1) Avec l'aide de MM. CHEVALIER et ALLOCHÉ.

(2) Les cages abritant les insectes en jeûne et en sous-alimentation contenaient des plantes non mangées par ceux-ci (Soja-rameaux d'arbres) destinées simplement à offrir support et ombrage.

jeûner, ont une courbe de poids présentant un plateau pendant 1 à 2 jours, puis une chute précédant la mort.

Rapports entre le développement pondéral et volumétrique de certains organes et l'alimentation en *S. demissum*. — Un autre indice permettant de juger de la valeur nutritive des plantes mangées, est fourni par l'examen non plus du poids global de l'insecte, mais du développement de certains organes, comme les tissus de réserves et les organes génitaux, ce développement exigeant à certains moments bien déterminés une alimentation importante et variée, accompagnée d'une nutrition élevée. Nous avons abordé ce sujet, mais en raison de son importance, il a dû être développé en deux parties spéciales (voir 5^e et 6^e partie).

CONCLUSIONS

Les enzymes du tube digestif du Doryphore attaquent aisément les polysaccharides contenus dans les feuilles de *S. tuberosum* et du *S. demissum*, mais l'action sur ces derniers paraît moins intense, car elle libère moins de sucres réducteurs.

Il ne semble pas que ce soient des substances contenues dans le *S. demissum* qui ralentissent cette action, car si l'on ajoute de l'empois d'amidon aux extraits de plantes, celui-ci est très vite hydrolysé dans les deux cas. Les causes seraient plutôt à rechercher dans une moindre richesse du *S. demissum* en polysaccharides, ou dans la nature chimique de ces corps chez *S. demissum*, nature les rendant difficilement hydrolysables.

Les chlorophylles sont dégradées par les sucs digestifs, surtout chez les insectes parfaits, jusqu'au terme de phéophorbide.

Avec une nourriture exclusive en *S. demissum*, les insectes ont des fèces anormales ; elles sont rares, sèches et difficilement expulsées, même si une partie est constituée par *S. tuberosum*.

Le peu de *S. demissum* mangé par les insectes parfaits paraît mieux convenir qu'une ration analogue donnée en *S. tuberosum*.

Lorsqu'il y a croissance pondérale, globale, de larves sur *S. demissum*, celle-ci est lente, mais assez comparable à celle de larves sous-alimentées en *S. tuberosum* ; toutefois elle n'atteint pas également tous les organes et l'on verra plus loin que les tissus de réserve et les organes génitaux demeurent très en retard, ou même ont une croissance nulle.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1937. BROWN (A. W. A.). — (*The Journ. of experim. Biol.*, t. 13, p. 87).
 2. 1935. DHÉRÉ et RAFFY (A.). — (*Bull. Soc. Chim. Biol.*, t. 17, p. 1385).
 3. 1933. DEMJANONSKY (S), PROKOFJEWA (E.) et PHILIPPOWA (Z.). — L'influence de l'âge des feuilles du mûrier sur la vigueur du Ver à soie et sur la qualité du cocon et du fil (*Zool. Journ. Moscou*, XII, fasc. 1, p. 1-32).
 4. 1931. FISCHER et HENDSCHEL. — (*Zeitschr. f. physiol. Chem.*, t. 196, p. 33).
 5. 1934. LANDI (E.). — Accrescimento in peso del bombica del gilso secondo varietà e condizioni della foglia (*Ann. Staz. Bacol. sperim. Padova*, XLVII, 66-68).
 6. 1933. MARCHLEWSKI (L.) et URBANCZYK. — (*Biochem. Zeitschr.*, t. 263).
 7. 1932. ROTHMUND et INMAN (O. L.). — (*The Journ. of the Amer. Chem. Soc.*, t. 54, p. 4702).
 1934. ROTHMUND (P.), McNARY (P. B.) et INMAN (O. L.). — (*The Journ. of the Amer. Chem. Soc.*, t. 56, p. 2400).
 1935. ROTHMUND (P.). — (*The Journ. of the Amer. Chem. Soc.*, t. 57, p. 2179).
 8. 1913. WILLSTÄTTER (R.) et STOLL (A.). — (*Untersuchungen über Chlorophyll*, p. 115, Berlin).
-

TROISIÈME PARTIE

SECRÉTION EXTERNE ET EXCRÉTION PAR LES TUBES DE MALPIGHI

A. — LES GLANDES SECRÉTRICES EXTERNES ET LEURS SECRÉTIONS

On rencontre plusieurs types de glandes chez le Doryphore ; des glandes sous-hypodermiques et des glandes éversibles chez la larve ; des glandes sous-hypodermiques composées chez l'adulte. TOWER (LVI) étudia certains de ces organes et leur donna le nom de glandes « répugnatoires ». PATAY (XXXIV) a récemment consacré un travail aux glandes éversibles des larves et en a précisé la nature macroscopique.

Distribution et histologie des glandes sous-hypodermiques des larves. — Ces glandes sont très nombreuses et réparties d'une manière assez uniforme dans la partie dorsale du thorax et de l'abdomen. En procédant à leur examen histologique nous avons pu établir qu'elles sont unicellulaires et forment des vésicules internes, flottant dans la cavité générale, rattachées à l'hypoderme par un canal qui adhère à la couche cellulaire épidermique et la traverse. Ces cellules glandulaires sont plus ou moins grandes, et augmentent de taille avec l'âge de la larve. Chez la très jeune larve (L1-L2) leur diamètre est d'environ 10 à 25 μ . et chez la larve du 4^e âge, il peut atteindre 50 à 75 μ .

La cellule glandulaire possède un noyau de forme ovale, assez gros, dont le diamètre est d'environ 10 μ . Il est peu colorable, cependant on y distingue de fines granulations, avec très souvent une ou deux grosses mottes très chromatiques. Le cytoplasme est clair, très peu

colorable et comporte de très nombreuses inclusions ; les vacuoles remplies d'un liquide clair, arrivent à envahir tout le cytoplasme ; chez la larve du 4^e âge, elles sont accumulées avec une telle densité qu'elles écrasent le noyau et le déforment en un croissant atteignant 30 à 35 μ de long, sur 1 à 2 μ de large. Ces vacuoles, ayant 1 à 2 μ de diamètre chez la jeune larve, atteignent souvent 5 à 15 μ de diamètre chez la larve du 4^e âge et elles se réunissent souvent entre elles en grandes lacunes vacuolaires.

La cellule glandulaire présente une poche intérieure où se déversent les sécrétions vacuolaires et qui est bordée par une intima chitineuse

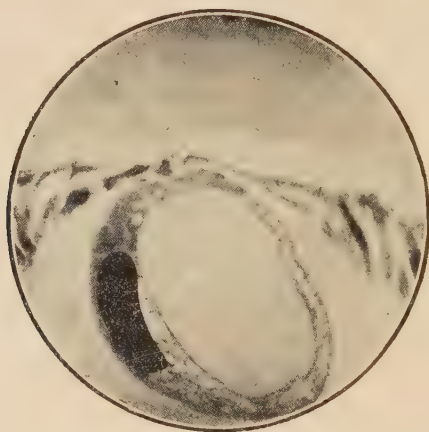


Figure 30. — Glande sous-hypodermique larvaire.
Immersion Ocul. 4 $\times$ Obj. 100 ; Siebert.

en brosse dont la hauteur est de 2 μ . Le diamètre de cette poche atteint 40 à 50 μ chez les cellules de la larve adulte (Fig n^o 30).

Sécrétions des glandes sous-hypodermiques. — Elles consistent en un liquide jaune clair ayant une odeur suffisamment prononcée. Cette sécrétion est légèrement acide et assez volatile. Elle est particulièrement abondante aux stades 3 et 4, où la larve est recouverte continuellement de larges gouttelettes de cet exsudat. Au moment de la mue, la sécrétion abondante, contribue dans une certaine mesure à faciliter le dépouillement de la vieille enveloppe, processus qui est classique chez toutes les formes larvaires des insectes à métamorphoses complètes.

Son abondance laisse à penser que cette sécrétion joue un rôle physiologique marqué chez l'insecte et contribue à une élimination liquide considérable.

Les larves alimentées sur *S. demissum* ont, après un laps de temps de 4 à 5 heures, leur épiderme complètement sec, sans aucune trace de sécrétion des glandes sous-hypodermiques. Il semble y avoir un arrêt des sécrétions. Un tel arrêt a deux conséquences qui jouent un grand rôle dans la physiologie de la larve. Les poussières ne tardent pas à s'accumuler sur le dos de l'insecte qui prend une couleur terne et la cuticule semble devenir moins souple. Le deuxième point important c'est qu'au moment de la mue, celle-ci se fait toujours mal chez la larve alimentée sur *S. demissum*. Histologiquement nous ne constatons pas de différence sensible entre les glandes d'insectes alimentés sur *S. demissum* et celles d'insectes témoins. Nous pensons qu'il y a un blocage de cette sécrétion, car les larves qui, dans les mêmes conditions, sont maintenues en jeûne ou en sous-alimentation, ne présentent aucun de ces troubles. Nous ne les retrouvons pas non plus chez les hybrides, ou très rarement, chez quelques formes très proches de *S. demissum*. Enfin l'action du *S. demissum* persiste pendant un temps assez long, car une larve ayant vécu un jour sur cette plante, ne retrouvera son aspect normal et ses sécrétions qu'après un délai de 48 heures.

Les glandes éversibles larvaires. — Quand on prend, dans la main, une grosse larve du 4^e âge, et qu'on en serre un peu l'abdomen, de chaque côté on voit saillir en arrière et sur le côté de la bande noire transversale de son 7^e segment, deux proliférations en doigt de gant. Ces deux doigts constituent deux glandes qui, si on lâche la larve, vont se rétracter et disparaître dans l'abdomen. Ils ont un diamètre de 1 millimètre ou une longueur de 1 à 1,5 millimètres et sont garnis de poils jaunes, brillants, assez nombreux.

Les glandes éversibles font saillies normalement au dehors lorsque la larve est dérangée. Leur sécrétion est faible et n'a aucune odeur nette. On ne saurait en rien comparer ces glandes aux glandes dites défensives de certains Coléoptères, tels que les *Bombardiers*, les *Sylphes* ou les *Blaps*.

Anatomiquement ces manchons éversibles sont en relation avec une cellule sphérique qui flotte librement dans l'abdomen, par un canal chitineux assez long. La cellule sphérique atteint 40 à 60 μ chez la

larve jeune et 100 μ chez la larve du 4^e âge. Histologiquement on distingue un énorme noyau de 25 à 30 μ , très chromatique, bourré de nombreuses granulations. Le cytoplasme de la cellule est dense, très éosinophile et bourré également de nombreuses granulations. Le noyau est entouré d'une vacuole, peu développée, qui aboutit au canal excréteur (Voir figure n° 22).

Nous n'avons jamais constaté de trouble dans le fonctionnement de ces glandes chez des insectes alimentés sur *S. demissum*.

Les glandes sous-hypodermiques composées des insectes parfaits. — TOWER (LVI) le premier les décrit chez le Doryphore adulte, où elles sont alignées au centre des raies claires des élytres et le long des bords antérieurs et latéraux du prothorax. Elles secrètent un liquide jaune, huileux, d'un pH identique à celui des sécrétions larvaires, légèrement acide et d'odeur faible.

Ces glandes sont tubulaires et se ramifient dans l'élytre en deux canaux aboutissant chacun à une série de petits diverticules unicellulaires.

La physiologie de ces glandes est intéressante. La sécrétion des élytres est surtout abondante chez l'insecte parfait qui vient d'éclore et pendant les premiers jours, au cours desquels il élimine de l'eau et où ses élytres et son corps, très mous, vont se chitiner et durcir. La circulation sanguine dans l'élytre, est à ce stade très intense et ces glandes fonctionnent continuellement, donnant aux insectes une teinte très brillante. Le durcissement des élytres ne s'effectue qu'après deux jours d'alimentation.

Les insectes qui consomment du *S. demissum*, ou que l'on soumet au jeûne, n'arrivent pas à cette chitination et leurs élytres restent molles. Les insectes en sous-alimentation, bien qu'ayant un certain retard sur les témoins, se durcissent plus vite que ceux nourris sur *S. demissum*. Il y a là un fait très curieux, en relation avec l'alimentation et qui pourrait être dû à une modification de la physiologie des glandes des élytres laquelle empêcherait ou restreindrait la perte d'eau et la chitination de l'exosquelette.

B. — LES TUBES DE MALPIGHI

L'étude de ces tubes et de leur fonctionnement a été faite sur la larve et l'imago du Doryphore par PATAY (XXXIII) et LISON (XXXI).

De nombreux travaux concernant les tubes de Malpighi des insectes ont été publiés ; parmi les plus récents, nous citerons ceux de POLL (4), LISON (2), YAO-NAN (6). Pour l'analyse bibliographique détaillée de la question nous renvoyons aux mémoires de LISON (2).

a) **Anatomie et Histologie.** — Le Doryphore possède 6 tubes de Malpighi, qui prennent naissance autour de l'intestin postérieur, au

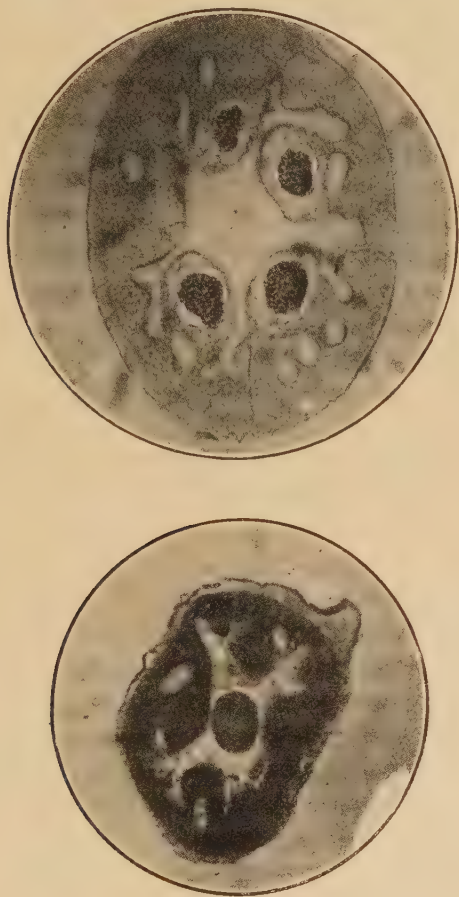


Figure 31. — Coupes dans 2 tubes de Malpighi (long et court)
Ocul. 6 × Obj. 40 ; Siebert.

niveau de la valvule prérectale. Ils sont disposés régulièrement autour du tube digestif et ils se dirigent parallèlement, dans la direction de

la tête, entourant les assises musculaires, et bordés par une fine membrane péritonéale ; au niveau de l'ampoule prérectale, ils forment ainsi un manchon.

La topographie détaillée de ces organes a été donnée par PATAY.

Les tubes de Malpighi sont constitués par une membrane basale mince et un épithélium bordé par une brosse qui festonne dans la lumière. Le cytoplasme des cellules est peu dense, et contient de nombreuses inclusions vacuolaires ; les noyaux sont volumineux, ovoïdes, d'une structure granuleuse, déterminant des boursouflures imprimant aux cellules un aspect très spécial, signalé par POLL (4) chez *Tenebrio*, sous le nom de cellule en battant de cloche et par PATAY (XXXV) chez le *Doryphore* sous le nom de cellule « en coupole ». Nous renvoyons à ces auteurs ainsi qu'à LISON (XXXI) pour l'étude détaillée de ces cellules et de leur physiologie (Voir figure n° 31).

Les tubes courts ont généralement un épithélium plus haut et plus régulier que les tubes longs ; à l'approche du tube digestif, on assiste à une augmentation de la taille des cellules qui prennent la forme de celles de l'épithélium digestif. C'est là un fait classique chez les insectes, il a été signalé par de nombreux auteurs et en particulier par YAO-NAN (6).

En somme la disposition et les caractères histologiques des tubes de Malpighi sont les mêmes que chez la majorité des Coléoptères tétramères.

Physiologie de l'excrétion par les tubes de Malpighi. — La physiologie des tubes de *Malpighi* est mal connue. MARCHAL (3) et PORTIER (5) ont signalé les premiers, les contractions violentes de ces organes. Les colorants injectés dans la cavité générale s'y accumulent selon leur nature chimique ; sur le *Doryphore*, PATAY et LISON (XXXV) après un certain nombre d'essais, arrivent aux conclusions suivantes : les 4 tubes longs seuls excrètent les colorants acides ; quant aux colorants basiques ils traversent les tubes mais s'y fixent, sans toutefois bloquer l'excrétion. Enfin PATAY, pense qu'il faille attribuer aux tubes de Malpighi, un certain rôle régulateur dans la teneur en sels de l'insecte.

Il nous semble utile de signaler que les tubes de *Malpighi*, chez les insectes, entre autre le *Doryphore*, se montrent particulièrement riches en flavine liée (ferment jaune de WARBURG) et qu'ils sont ca-

pables de l'y accumuler dans des proportions incroyables (environ 100 γ par gramme chez le Doryphore) (DRILHON et BUSNEL) (1).

Le rôle de la flavine dans le tube de Malpighi nous est actuellement inconnu. Est-ce une action vitaminique, comme on pourrait le penser au premier abord ? Il faudrait alors reprendre comme valable, l'hypothèse des anciens auteurs, qui voyaient pour ces tubes, beaucoup plus une fonction de foie, qu'une fonction de rein. Quoiqu'il en soit, le rôle du tube, dans l'élimination ou la fixation des colorants, ne peut constituer une base de recherches, car on sait très bien que certains corps voisins des flavines possèdent des propriétés réductrices vis-à-vis de divers colorants. D'ailleurs la présence de ce corps oxydo-réducteur, seule, permet de présumer pour le tube de Malpighi une physiologie différente de celle qui lui a été assignée jusqu'ici.

Fonctionnement des tubes de Malpighi, chez les insectes alimentés sur *S. demissum*. -- Au cours des examens anatomiques que nous avons pu faire sur des larves et des insectes parfaits d'été alimentés sur *S. demissum* nous avons fréquemment constaté que les tubes de Malpighi semblaient gonflés, et en général plus turgescents que ceux des insectes alimentés sur *S. tuberosum*.

Les coupes histologiques faites sur ces insectes confirment ces observations. Il est fréquent de voir une dilatation des tubes longs, dont le diamètre peut atteindre alors 70 à 80 μ , au lieu de 15 à 20 μ , la lumière, occupant 50 à 60 μ . Nous constatons également une augmentation des vacuoles dans le cytoplasme, tant au point de vue du nombre que de la taille. L'accumulation de liquide dans ces vacuoles contribue à les dilater et à donner à l'épithélium un aspect lacuneux. Ces observations ne se retrouvent pas chez des insectes parfaits alimentés sur *S. demissum* uniquement au printemps.

Les insectes parfaits et les larves alimentés sur des hybrides n'ont pas ces caractères.

CONCLUSIONS

Les glandes sécrétrices externes et les tubes de Malpighi se rapprochent beaucoup comme constitution anatomique et histologique, des types couramment rencontrés dans les Coléoptères Chrysoméliens.

Les tubes de Malpighi sont très riches en flavine.

L'alimentation en *S. demissum* ne semble pas affecter l'anatomie histologique des glandes sous-hypodermiques et le fonctionnement des glandes éversibles larvaires.

Par contre, elle apporte certains troubles physiologiques.

Les sécrétions des glandes sous-hypodermiques larvaires s'arrêtent rapidement et pour une durée prolongée; cet arrêt gêne les mues. Le trouble semble correspondre à une action directe du *S. demissum*, car on ne le retrouve pas chez les larves à jeun ou sous-alimentées.

Les élytres de l'insecte sortant de terre ne se durcissent pas ou le font en des délais anormalement longs, une partie du trouble pouvant être imputée à la déficience alimentaire, l'autre à un mauvais fonctionnement des glandes sous-hypodermiques; des sous-alimentations en *S. tuberosum*, ou des jeûnes, produisent le même effet.

Les tubes de Malpighi présentent des diamètres externes et internes anormalement grands et un accroissement des vacuoles cellulaires. Le caractère ne se retrouve pas chez les insectes ne mangeant du *S. demissum* qu'après leur sortie de terre, au printemps.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1938. DRILHON (A.) et BUSNEL (R. G.). — Dosage et répartition de la flavine chez les Lépidoptères (*C. R. Acad. Sci.*, t 207, p. 92).
1939. — Localisation de la flavine dans les tubes de Malpighi des Insectes (*C. R. Acad. Sci.*, mars, t 208, p. 839).
2. 1937. LISON (L.). — Sur la structure de la région cryptosélienne chez les Coléoptères *T. molitor* et *D. lardarius* (*Bull. Class. Sci.*, 5^e série, t. XXIII, 3).
3. 1892. MARCHAL (P.). — Sur la mobilité des tubes de Malpighi (*Bull. Soc. Ent. de France*, t. LXI).
4. 1932. POLL (M.). — (*Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg.*, 72).
5. 1911. PORTIER (P.). — *Thèse Fac. Sci.*, Paris.
6. 1928. YAO-NAN. — Recherches histologiques sur les tubes de Malpighi chez le ver à soie du mûrier (*Thèse Fac. Sci.*, Lyon, Neveu, Imprimeur).

QUATRIÈME PARTIE

LE SYSTÈME CIRCULATOIRE & LA CIRCULATION

Au point de vue historique, rappelons qu'après les études célèbres de MALPIGHI (1669), puis de STRAUSS-DÜRKEIM (27), méritent d'être cités ici, les travaux de BURGESS (4) et de SELVATICO (26) sur les Lépidoptères : ceux de VAYSSIÈRE (30) sur les Ephémères : ceux de KOWALEVSKY (16) et de PAWLOWA (23) sur les Orthoptères, ainsi que ceux de POLETAJEWA (24) sur les *Bombus*.

Pour une époque plus récente, nous citerons les recherches de BROCHER (3), sur les Lépidoptères, de MATSUKI (19) sur les *Chironomus*, ainsi que les mises au point de WELCH (31) et de GEROULD (12).

Dans leur ensemble, les travaux venant d'être cités concernent surtout l'anatomie et le fonctionnement du cœur des insectes. Depuis quelques années, la physiologie de la fonction cardiaque proprement dite est plus spécialement considérée. Nous citerons particulièrement, à cet égard, les travaux de FREUDENSTEIN (11) sur l'abeille ; ceux de LÉVY (17) sur les Diptères et les importants mémoires de DUBUISSON (8) et de RIJANT (25) sur la physiologie des muscles cardiaques. Enfin, ceux de URAMOTO (29) concernant l'application aux insectes des études avec l'électrocardiographie.

Récemment, quelques chercheurs ont étudié la répercussion, sur la fonction cardiaque des insectes, d'intoxications causées par des alcaloïdes ; nous signalerons particulièrement, à ce sujet, les travaux de BURRIDGE (5), de KOJANTCHIKOV (15) et de YAGER (34) concernant l'action de la nicotine sur les blattes ; ces derniers auteurs, surtout YAGER, ont mis en œuvre pour cette étude des méthodes extrêmement ingénieuses.

A. — ÉTUDE ANATOMIQUE DU VAISSEAU DORSAL OU ORGANE MÉSOTHERGAL

Chez la larve, le vaisseau dorsal est particulièrement visible aux 2^e, 3^e et 4^e âge, alors que la coloration brune de l'intestin sur lequel il repose, forme un écran permettant de la différencier. La partie antérieure du vaisseau s'effile progressivement pour se ramifier en deux petits troncs céphaliques. A sa partie postérieure, le vaisseau ne s'observe plus que très difficilement. Chez l'imago il a une constitution analogue, mais sa visibilité à l'œil nu est faible.

Le vaisseau dorsal est relié aux parois dorsales du corps par des éléments conjonctifs très visibles à la loupe, formant une croix au niveau de chaque article sa largeur chez l'imago est de 1/2 mm.

Les ostioles sont semblables à celles des autres insectes.

Du point de vue anatomique le vaisseau dorsal du Doryphore comprend : une tunique externe de tissu conjonctif, une tunique moyenne de fibres musculaires striées annulaires, et une cuticule interne très mince, qui forme les replis interventriculaires.

B. — ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE DE LA CIRCULATION

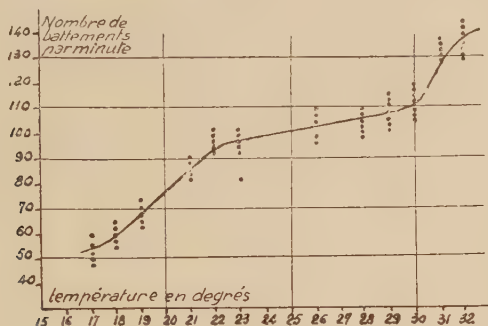
Le rythme cardiaque chez des insectes vivant sur *S. tuberosum*. — L'étude a été faite par l'observation au microscope binoculaire d'insectes placés dans des boîtes de Petri et isolés de la lampe d'éclairage, par une plaque de verre. Un thermomètre indiquait exactement la température de l'air de la boîte dans laquelle se trouvait l'insecte. Ce travail s'effectuait à deux personnes, l'une comptant les pulsations, l'autre chronométrant le temps et consignant les remarques sur des graphiques construits directement.

Les recherches ont porté surtout sur les larves du 4^e âge *b*, car pour les insectes parfaits, l'amputation des ailes, nécessaire pour mettre en évidence le vaisseau dorsal, les perturbait trop.

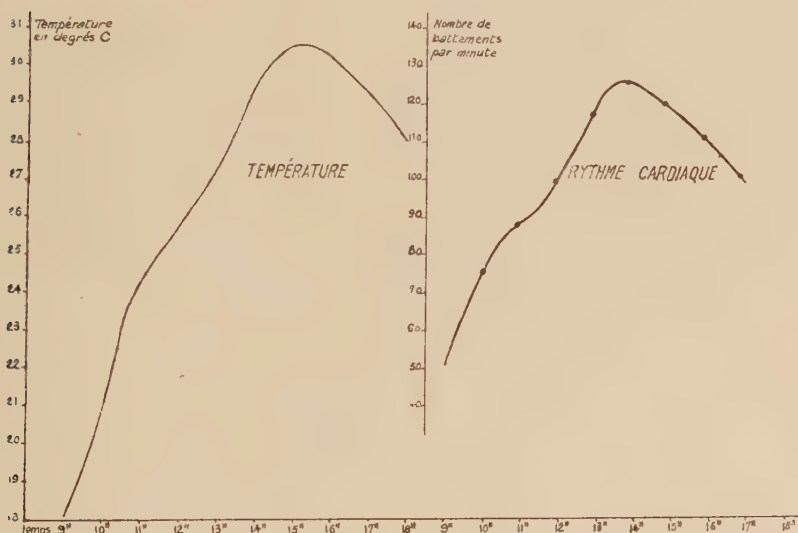
L'intensité du rythme des battements apparaît tout d'abord très sensible à la température ambiante ; sur des larves, une température s'élevant de 17 à 20° C., fait passer le nombre de battements-minute de 50 à 100, c'est-à-dire le fait doubler. Entre 22° et 30° C., l'accélé-

ration est moins marquée (passage de 100 à 120) mais après 32° C., elle reprend rapidement (voir le graphique n° 14).

Si l'on suit une même larve au cours d'une journée, en faisant un



Graphique 14. — Courbe moyenne du rythme cardiaque larvaire à différentes températures



Graphique 15. — Inscription horaire du rythme cardiaque d'une larve au cours d'une même journée.

relevé toutes les deux heures, le graphique suit exactement les changements de température (Voir le graphique n° 15).

Variations du rythme des battements cardiaques avec les individus et avec leur âge. — Les variations individuelles étant assez

grandes (10 à 15 ‰), pour éliminer leur influence dans les essais, on étalonne les larves à une même température, puis on groupe ensemble les individus ayant des rythmes analogues.

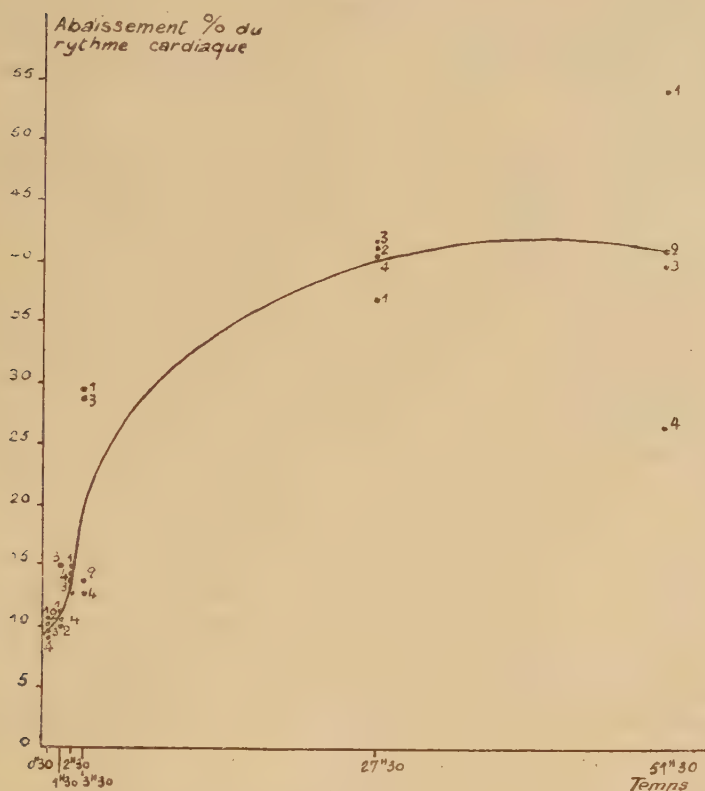
Nous n'avons pas relevé de variations avec l'âge des larves, qui soient plus marquées que les variations individuelles. Toutefois, il importe de souligner qu'au début et à la fin de chaque stade, à la prémue et à la promue, il se produit des modifications du rythme pour une même larve : accélération dans la promue (10 ‰), ralentissement dans la prémue (10 ‰). Ceci est important, car pour les expériences, il faudra avoir des insectes de stade bien déterminé.

Au 4^e âge, dans la fin de la phase *b* et à la phase *c*, qui marquent la fin de la vie aérienne, on constate une diminution sensible du rythme circulatoire, ralentissement qui est peut-être lié avec les phénomènes d'histolyse qui, dans certains cas, commencent à se manifester dès ces stades (Voir 5^e partie, p. 154).

Influence de l'ingestion du *S. demissum* sur les battements cardiaques. — Certains poisons organiques agissent sur le rythme des battements du cœur. Il nous a paru intéressant de voir comment réagissait cet organe chez les insectes mangeant du *S. demissum*. Dans le cas où le rythme des battements se trouverait modifié, il y aurait là une indication très précieuse en faveur de la présence chez le *S. demissum* d'une substance agissant sur l'insecte comme un véritable poison, substance présumée à la suite d'autres constatations (Voir diminution d'appétit, vomissements, etc...).

Nous avons commencé l'étude de cette question avec M. TROUVELOT (LI) et nos premières constatations ont été réunies dans une note préliminaire que nous résumons ici.

Les insectes utilisés étaient des larves du 3^e âge *b* choisies de même rythme cardiaque et réparties en quatre groupes. Les individus des deux premiers groupes reçurent une alimentation normale, soit en feuilles de *S. tuberosum*, soit en feuilles de *S. demissum*. Ceux du troisième groupe reçurent en *S. tuberosum*, exactement les mêmes quantités que celles mangées par les larves sur *S. demissum*. Ils constituaient le témoin « sous-alimenté ». Enfin le 4^e groupe fut gardé à jeun. Les relevés faits pendant 52 heures consécutives ont été consignés sur le graphique n^o 16. Certains éléments ont servi à établir le tableau XXVIII.



Graphique 16. — Augmentation des effets du *S. demissum* sur le rythme cardiaque en fonction de la durée des expériences. Courbe moyenne pour quatre larves du troisième âge.

TABEAU XXVIII — *Abaissement du rythme des battements cardiaques chez les larves consommant du S. demissum*

Proportion des abaissements	Temps écoulé après la 1 ^{re} ingestion de <i>S. demissum</i>					
	30 min.	1 h. 30	2 h. 30	3 h. 30	27 h. 30	51 h. 30
Abaissements extrêmes	8 à 10 %	10 à 15 %	11 à 16 %	12 à 29 %	39 à 44 %	15 à 58 %
Abaissements moyens	9 %	12 %	14 %	18 %	42 %	40 %

Le jeûne et la sous-alimentation n'ont aucune action immédiate sur les larves. Ce n'est qu'au bout de deux jours qu'on observe une tendance à l'abaissement, mais celui-ci n'est alors que de l'ordre de 10 à 15 %.

Si ces insectes sont alimentés normalement après ces périodes de restrictions ou de jeûne, en général, leur physiologie cardiaque redevient rapidement normale. Cependant, après 50 heures, certains individus restent encore perturbés.

L'essai montre finalement que les individus vivant sur *S. demissum* ont des abaissements marqués qui se produisent beaucoup plus tôt que chez ceux sous-alimentés en *S. tuberosum*, ou gardés à jeun. La réaction est donc bien spécifique de l'aliment et l'on a, avec elle, une nouvelle présomption très forte de la présence dans la plante d'un « véritable poison » vis-à-vis de l'insecte. On remarquera sur les graphiques la grande homogénéité des réactions pendant tout le début des essais, ce qui est encore un indice de la valeur du test.

Vitesse d'action du *S. demissum* sur le rythme circulatoire. — Au cours du premier relevé qui, dans les expériences, est effectué 30 minutes après l'apport des insectes, c'est-à-dire après une première alimentation de ceux-ci, on s'aperçoit que l'abaissement ne suit pas immédiatement l'ingestion, mais vient une demi-heure après elle. L'ampleur de la première variation est de l'ordre de 9 % en moyenne, chiffre obtenu sur des moyennes de 20 insectes mis en observation.

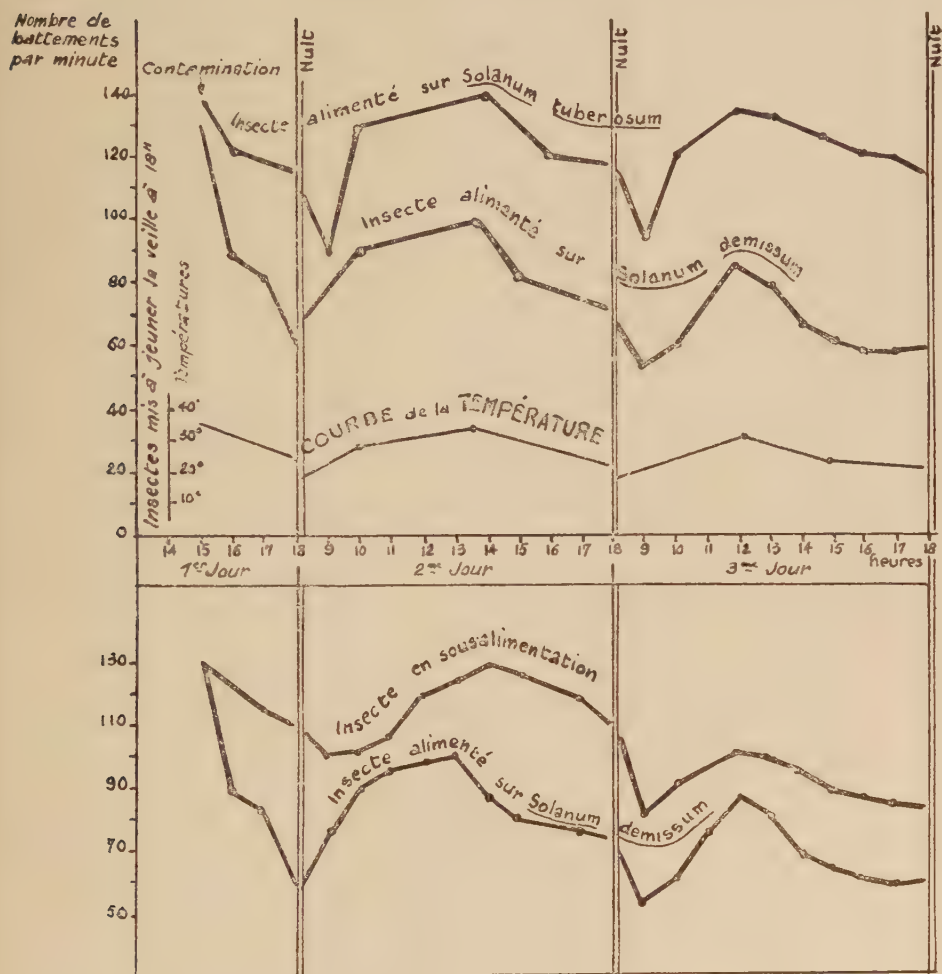
L'abaissement du rythme cardiaque ne semble pas être directement proportionnel à la quantité de matière ingérée, laquelle chez les larves mises en expériences a été comprise entre 3 et 10 mm² pendant la première demi-heure. De plus, les larves qui n'ont consommé qu'1 à 2 mm² n'ont pas présenté ces réactions, et l'individu ayant mangé le plus n'a pas été le plus atteint.

Après 1 h. 30, puis 2 h. 30, l'action s'accroît et elle devient nettement marquée au bout de 3 h. 30. La moyenne des abaissements est alors de 18 %.

L'action du *S. demissum* est donc ici relativement lente, demandant 2 à 3 heures pour être bien marquée. Elle semble nécessiter un minimum d'ingestion de 2 à 3 mm² de feuillage.

Le deuxième jour, tous les individus ayant mangé 3 et 15 mm² de feuilles la veille, ont des abaissements du même ordre; ils continuent à manger, mais très peu, et les abaissements s'accroissent.

Le troisième jour, apparaissent des variations individuelles assez grandes. D'ailleurs, de nombreuses larves ne s'alimentent plus. Il arrive fréquemment d'observer, surtout si l'on opère sur des larves



Graphique 17. — Baisse du rythme des battements cardiaques chez un insecte alimenté sur *S. demissum* et comparaison avec un insecte en sous-alimentation.

du début du 3^e âge, des arrêts totaux des battements cardiaques. Ces manifestations se développent surtout le 3^e jour de l'expérience, certains arrêts durant alors jusqu'à 20 minutes.

Pendant le 1^{er} et le 2^e jour, les temps d'arrêt sont d'abord de quelques secondes, mais augmentent progressivement. Ces arrêts caractérisent bien une action toxique. Nous ne les avons jamais trouvés chez des larves sous-alimentées ou à jeun, malgré de nombreuses recherches.

Persistance de l'action toxique du *S. demissum*. — Si un certain nombre de larves alimentées pendant deux jours sur *S. demissum* sont replacées le 3^e jour sur *S. tuberosum*, elles restent anormales, au point de vue cardiaque, pendant quelque temps, ce qui semble prouver que l'action du *S. demissum* a une certaine persistance. Après leur retour sur *S. tuberosum*, le 2^e jour des essais, ces larves ne mangèrent que 5 mm² en moyenne, alors que des larves du même essai, mais étant en jeûne depuis deux jours, replacées sur *S. tuberosum*, mangèrent entre 50 et 100 mm². On constate ainsi une très grande hétérogénéité des réactions des larves, certaines arrivant assez vite à un comportement normal ; toutefois, le rythme de leurs battements cardiaques reste longtemps altéré ; les autres ne s'alimentent que très faiblement sur *S. tuberosum* (2 à 3 mm²) et le rythme de leurs battements cardiaques reste beaucoup plus longtemps ralenti de 30 à 40 % (Voir graphique n° 17).

Action des plantes hybrides. — Sur les Hybrides *S. demissum* × *S. tuberosum*, qui se rapprochent le plus du *Solanum demissum*, au point de vue résistance en plein air, comme *Solanum demissum utile* × *Betula*, forme Mg 9, où le phénomène se retrouve avec la même intensité ; sur les hybrides *S. demissum* × *Mullers Frühe* Mg 20, *S. demissum utile* × *Flourbal*, (Mg 2) ou sur une *Solanée* non résistante telle que *S. edinense*, les battements du cœur sont réguliers et en tous les points, le rythme cardiaque est analogue à celui observé sur les larves s'alimentant en *S. tuberosum*.

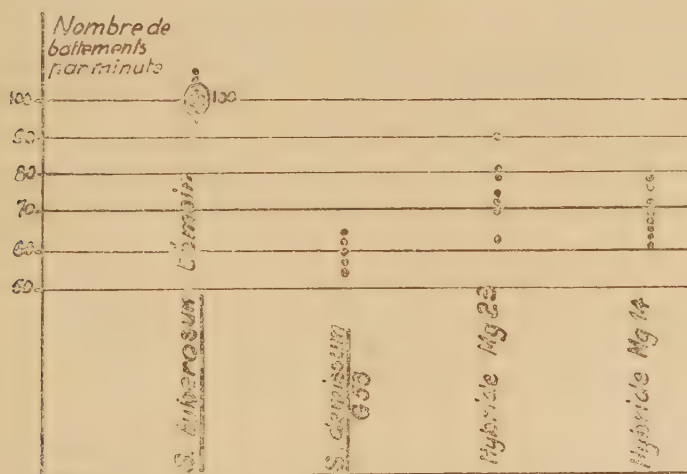
Le test des battements cardiaques apparaît donc utilisable pour présumer rapidement, et en n'utilisant qu'un seul morceau de feuille, l'affinité biologique existant entre l'insecte et une plante à l'étude.

Ainsi, nous avons appliqué l'épreuve sur les plantes suivantes, dont nous ignorions par ailleurs le degré de résistance, et voici les résultats obtenus (groupes de 10 larves par plante, température 22° C.) (tableau XXIX) (graphique n° 18).

TABLEAU XXIX

Test du rythme cardiaque pour la détermination rapide de la résistance
d'un végétal

Plantes	Moyenne du rythme (Battements par minute)	Résistance de la plante lors de l'élevage de larves
<i>S. tuberosum</i> (témoin)	100	I
Hybride Mg 23.....	74	II
Hybride Mg 14.....	64	III
<i>S. demissum</i> G 53 (2 ^e témoin)	60	IV



Graphique 18. — Inscription graphique de la résistance d'une plante fournie par le test d'un rythme cardiaque.

C. — ÉTUDE DE L'HÉMOLYPHE

I. Historique. — L'étude chimique et cytologique du sang des insectes a fait l'objet de nombreux travaux.

Les chimistes ont surtout étudié le pH du sang et nous citerons les travaux de BODINE (1), de GLASER (13) et de FINK (9). Cependant une étude plus poussée sur la composition chimique de l'hémolymph

a été entreprise par DRILHON (7), chez les Lépidoptères, par FLORKIN (10) chez d'autres insectes, et nous renvoyons à ces auteurs pour la bibliographie de la question.

En cytologie, les recherches ont été plus poussées et un très grand nombre de travaux furent publiés. Nous citerons principalement les travaux de CUENOT (6) sur le sang des Orthoptères ; de HOLLANDE (14) sur les chenilles des Lépidoptères et de METALNIKOV (20) sur les Abeilles ; de PAILLOT (22) sur l'histophysiologie des cellules sanguines des insectes. Depuis, nous citerons les travaux de BOCJAWLENSKY (2) sur les Orthoptères et les Lépidoptères, les notes de YEAGER et de TAUBER (32) concernant le sang de *Periplaneta orientalis*, et de divers invertébrés ; les recherches de LI-HAO (18), et de l'école de METALNIKOV, sur la chenille de *Galleria mellonella*.

Il ressort de l'ensemble de ces travaux cytologiques que chaque espèce d'insecte a ses particularités sanguines et qu'il est assez difficile d'établir des règles générales. De plus, d'un individu à l'autre les variations possibles enregistrées sont assez grandes, en ce qui concerne le nombre des cellules sanguines.

Nos recherches ont porté sur la chimie de l'hémolymph, la structure cytologique du sang aux différents stades et les altérations qui y sont trouvées à la suite de nourritures variées prises par les insectes.

II. Étude chimique de l'hémolymph. — L'hémolymph était obtenue par piqûre de l'insecte au niveau de l'organe mésotergal. Recueillie avec une pipette, elle est conservée sous huile de vaseline, à l'abri de l'air.

Nous n'avons pu effectuer ces recherches que sur l'insecte parfait, la piqûre chez la larve entraînant trop souvent des salivations très abondantes qui venaient souiller le sang. Sauf indications contraires, les données suivantes se rapportent à des insectes printaniers en pleine activité. Il nous a fallu plus d'une centaine d'individus pour recueillir 0 cm³ 15 d'hémolymph (DRILHON et BUSNEL (xii)).

Les dosages effectués ont donné les résultats suivants :

Teneur en potassium exprimée en grammes pour 1.000 cm³ d'hémolymph : I, II ; réserve alcaline calculée en CO₂, à 0° et à la pression 760 mm. de mercure : minima 8 %, maxima 10 %.

Ces chiffres montrent que le Doryphore, insecte de vie essentiellement aérienne, a une réserve alcaline du même ordre que les autres

insectes aériens, en particulier les Lépidoptères. Par contre cette réserve est très différente de celles de Coléoptères aquatiques, qui ont cependant une teneur en potassium analogue.

Le pH du sang d'insecte est assez voisin de la neutralité ; la méthode colorimétrique (bromothymol bleu — bromocresol pourpre), nous ayant donné les chiffres suivants :

Larve	Insecte parfait
pH : 6 à 6,8	pH : 6,6 à 6,8

III. Étude cytologique de l'hémolymph de la larve et de l'Imago. — *Technique.* — Nous avons utilisé la technique des frottis après fixation à l'alcool méthylique, avec la coloration de MAY GRÜNWALD et surcoloration au Giemsa. Nous n'avons pu différencier les éléments du sang qu'avec l'une des techniques de PAILLOT ⁽¹⁾ (22) mise au point pour l'étude de la phagocytose, après injection dans le corps de l'insecte, d'une bactérie ou d'un micro-organisme parasite d'insecte. Nous avons fait ces injections au laboratoire des Hautes Études de M. PAILLOT, à la Faculté de Médecine de Lyon. Les micro-organismes utilisés provenaient de cultures ensemencées avec des bactéries prélevées sur des Hyponomeutes. Sans cette technique très spéciale il nous aurait été impossible de distinguer les rôles de certains éléments du sang. Nous insistons sur sa valeur pour l'étude cytologique du sang des insectes, laquelle est trop souvent basée sur un aspect morphologique et non sur un rôle physiologique.

Division des éléments du sang en quatre grands groupes. — Il est difficile, à première vue de définir un classement d'éléments sanguins dont les formes, les tailles et les propriétés varient beaucoup. On arrivera cependant à distinguer parmi eux les quatre grands groupes indiqués ci-après et que nous avons rencontrés chez la larve et l'Imago de Doryphore.

Les micronucléocytes. — Ce sont des cellules d'assez grand diamètre (10 à 20 μ) dont le noyau est très éosinophile avec des grains de chromatine bien nets et régulièrement dispersés dans le noyau. Leur cytoplasme se colore en bleu pâle par le Giemsa. Ces cellules sont les seules qui soient douées de la propriété de phagocytose ; on les distingue des autres cellules grâce à la technique des injections ; les

(1) Nous sommes particulièrement redevables à M. PAILLOT des conseils éclairés qu'il a bien voulu nous prodiguer. Il a examiné nos frottis et nous a guidés dans leur lecture. Qu'il trouve ici l'expression de toute notre gratitude.

microorganismes apparaissent alors dans leur cytoplasme, parfois même au niveau du noyau ; on voit aisément les inclusions qu'ils y forment et dans lesquelles ils se montrent être plus ou moins digérés.

Les micronucléocytes renferment très souvent des vacuoles cytoplasmiques ainsi que des granulations éosinophiles, qui semblent être des substances de réserve.

Les macronucléocytes. — Ce sont des cellules très identiques aux micronucléocytes, au noyau un peu plus volumineux, dont les affinités acidophiles sont assez faibles, alors que leur cytoplasme est très basophile et ne contient des inclusions que rarement. Ces cellules ne participent pas à la phagocytose.

Quand ils sont jeunes les macronucléocytes sont facilement reconnaissables par leur noyau d'un diamètre de 7 à 10 μ , entouré d'une mince couche cytoplasmique (1 à 2 μ). Ces éléments jeunes, signalés autrefois par METALNIKOV ne méritent pas d'être isolés en une catégorie spéciale.

La forme des micronucléocytes et des macronucléocytes est très variable. Les uns et les autres se présentent sous forme de fuseaux plus ou moins étalés lorsqu'on les examine en goutte pendante, dans une chambre humide, ou sur des coupes d'organes fixés *in toto* (Voir figure n° 32). En frottis, la forme en fuseau ne persiste pas très longtemps, les pointes se rétractent. Ces deux sortes d'éléments se multiplient par caryocinèse. Il nous est arrivé d'observer diverses phases de la cinèse, cependant les mitoses y sont assez rares ; d'après YEAGER et TAUBER (32) on en rencontrerait environ une sur 2.000 cellules.

Les Oenocytoïdes. — Ce sont de grandes cellules rondes, atteignant 15 à 20 μ de diamètre, avec un très petit noyau bourré de grains de chromatine extrêmement fins et un cytoplasme dense très basophile coloré en violet dans les frottis au Giemsa. Leur rôle dans l'économie du corps n'est pas connu. On ne distingue aucune granulation et aucune inclusion cytoplasmique dans ces cellules. Les oenocytoïdes sont très rares chez les larves.

Les cellules à sphérules de HOLLANDE ou Micronucléocytes modifiés de PAILLOT. — Le quatrième élément est formé de cellules de 15 à 20 μ , très basophiles, se colorant en bleu foncé, à petit noyau à peine rosé : dans le cytoplasme on distingue des vacuoles sphéruleuses, réfrigérantes et qui sont considérées comme des substances de réserve. Ces cellules ont un aspect très spécial, certaines des enclaves

semblant se rapprocher de l'aspect des calcosphérites, bien qu'ils ne présentent pas le phénomène de polarisation.

Gouttelettes de graisse. — On rencontre également dans le sang, en abondance variable selon les époques de l'année et le stade évolutif, des gouttelettes de graisse qui forment une tache blanche sur les frottis.



Figure 32.

Aspect des éléments figurés du sang de *L. decemlineata*, examinés en goutte pendante.

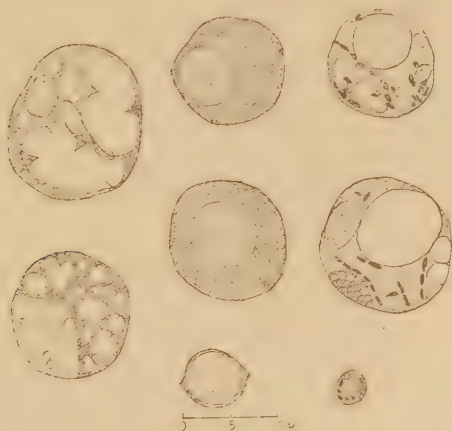


Figure des cellules sanguines.

De gauche à droite : Cellules à sphérules.

Macronucléocytes.

Micronucléocytes en phagocytose.

Proportion des différents éléments et renouvellement de ceux-ci. —

Il est assez difficile de préciser les proportions relatives des divers éléments du sang.

Après de très nombreux examens et des comptages, nous pouvons indiquer les ordres de grandeur ci-après :

Micronucléocytes	40	à	60	%
Macronucléocytes	40	à	60	%
Oenocytoïdes	0,5	à	8	%
Cellules à sphérules	0,5	à	12	%

C'est à partir d'eux-mêmes que doit se faire la multiplication de ces éléments, car il n'existe pas chez le Doryphore d'organe hémo-poïétique localisé. La destruction des vieux éléments a lieu par rupture du cytoplasme et dégénérescence progressive du noyau.

IV. Caractères histologiques spéciaux à certains stades. —

1. *Larve du 4^e âge.* — Le sang de la larve renferme les mêmes éléments que ceux de l'insecte parfait. Cependant, la taille des cellules sanguines est un peu plus faible, les micronucléocytes et les macronucléocytes ayant le plus souvent 10 à 15 μ . La proportion des éléments varie un peu chez la larve, au moins en ce qui concerne les cellules à sphérules qui sont assez nombreuses (10 à 12 %) alors que les oenocytoïdes sont très rares (0,5 à 1 %).

2. *Insecte parfait d'été.* — Chez celui-ci, en période préhibernale, le nombre des inclusions cytoplasmiques augmente au fur et à mesure que l'on approche de la période d'enfouissement. La taille des cellules est alors légèrement plus grande. Les cellules à sphérules deviennent plus nombreuses. Il apparaît, à l'automne, des gouttes de graisse en liberté dans l'hémolymphe.

En période hibernale, les gouttelettes grasses apparaissent extrêmement nombreuses en liberté dans le sang, les cellules sanguines sont le plus souvent accolées et semblent partiellement les digérer. Les inclusions cytoplasmiques sont très réfringentes à cette période.

Dans le sang de l'insecte parfait jeune, et chez l'insecte à sa sortie printanière, on assiste à la dégénérescence d'un grand nombre de cellules sanguines, qui perdent d'abord leurs affinités colorimétriques et se désagrègent peu à peu.

V. *Modifications histologiques du tissu sanguin en relation avec l'alimentation.* — Dans les élevages de larves ou d'insectes parfaits conduits sur *S. demissum* et ses hybrides, divers individus étaient prélevés pour examens histologiques et étude du sang sur des frottis. Malgré de très nombreux examens de lames les observations ne sont pas assez homogènes pour nous permettre d'avoir actuellement des conclusions, sauf sur les quelques points suivants :

Chez les larves nous n'avons jamais constaté d'altération cyto-logique. Les constatations sont analogues sur les individus mis à jeun ou en sous-alimentation. Seule la proportion des cellules à sphérules semble plus faible, mais il ne nous est pas possible de fournir des chiffres.

Chez les insectes parfaits d'été, en période préhibernale, seulement au bout de 15 à 20 jours d'alimentation sur *S. demissum*, on constate une importante diminution des inclusions cytoplasmiques, une réduction du diamètre moyen des cellules (microcytose) atteignant alors 10 à 12 μ . au lieu de 16 à 20 μ . Cette microcytose semble s'accompagner d'une basophilie générale, les propriétés éosinophiles du noyau semblant être altérées. Nous n'avons observé ces résultats que sur des frottis d'insectes ayant vécu 25 jours sur *S. demissum utile* ou sur *S. demissum xitlense*.

Chez les insectes parfaits du printemps, alimentés sur *S. demissum*, on ne retrouve pas d'une manière très nette ce caractère de microcytose, même sur des frottis provenant d'insectes élevés durant 40 jours sur ces plantes.

Nous aurions voulu étudier d'une manière plus complète l'action du *S. demissum* sur les cellules sanguines, mais le travail a dû être différé. Nous nous proposons de le reprendre par la suite en examinant, entre autres, si la vie sur *S. demissum* n'amène pas une altération de la propriété phagocytaire des micronucléocytes.

CONCLUSIONS

L'hémolymph du Doryphore contient des micronucléocytes au grand pouvoir phagocytant, des macronucléocytes, des oenocytoides, des cellules à sphérules et des gouttelettes de graisse.

Les deux premiers éléments ont des dimensions un peu plus faibles chez la larve que chez l'insecte parfait.

Chez l'insecte parfait, c'est avant l'hibernation que ces cellules atteignent leur taille maxima, et que les cellules à sphérules ainsi que les gouttelettes libres de graisse, deviennent les plus nombreuses.

Avec une alimentation des insectes sur *S. demissum* on enregistre diverses modifications physiologiques du cœur et histologique de l'hémolymph.

Le rythme des battements cardiaques s'abaisse rapidement et

peut, en 48 heures, être réduit de 40 %. Le trouble subsiste quelque temps, même après un retour des insectes sur *S. tuberosum*. Son apparition exige une certaine quantité de feuilles ingérées. Cette propriété est très spécifique de l'ingestion de *S. demissum* et ne correspond pas aux effets d'une déficience alimentaire quantitative.

De mêmes troubles se retrouvent avec les plantes hybrides et leur intensité est proportionnelle au degré de résistance en plein champ de la plante.

Les insectes parfaits d'été, après 20 jours d'absorption de *S. demissum*, ont des cellules sanguines présentant une importante réduction des inclusions cytoplasmiques et une légère réduction de leur diamètre.

Nous n'avons pas vu d'autres altérations cytologiques sensibles.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1926. BODINE (J. H.). — Hydrogen ion concentration in the Blood of certain Insecte (*Biol. Bull.*, vol. LI, p. 363-369).
2. 1932. BOGOJAWLENSKI. — Ueber Formelemente des Blutes bei Insekten (*Arch. russes. Anat. Hist. et embriol.*, XI, pp. 361-387).
3. 1919. BROCHER (F.). — Les organes pulsatiles mési et métatergaux des Lépidoptères (*Arch. d. Zool. Exp. et Gn.*, t. 58, p. 149-171).
4. 1881. BURGESS (E.). — Note on the aorta in Lepidopterous Insecte (*Proceed. Boston Soc. Nat.*, vol. XXI).
5. 1926. BURRIDGE (W.). — Experiments with Nicotine (*Arch. Internationales Pharmacodyn. et Therm.*, t. 32, p. 206-224).
6. 1893. CUENOT (L.). — Études physiologiques sur les Orthoptères (*Arch. Biol.*, p. 293-294).
 1897 — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des invertébrés (*Arch. Anat. micr.*, I).
7. 1931. DRILHON (A.). — *Thèse Fac. Sci.*, Doin, Paris.
8. 1930. DUBUISSON (M.). — Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés (*Arch. de Biol.*, XL, 83-97).
 1933 — État actuel des connaissances sur la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés (Collection « Les problèmes biologiques ») Paris. Presses Universitaires.
 1937. — (*Arch. Int. Phys.*, XXXI, 416-422).
9. 1928. FINK (D. E.). — The application of Studies in Hydrogen ion concentration to Entomological Research (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XX, n° 4, pp. 505-512).
10. 1937. FLORKIN (M.). — Variations de la composition du plasma sanguin au cours de la métamorphose du Ver à soie (*Arch. Internat. Physiol.*, p. 17 à 31).
11. 1928. FREUDENSTEIN (K.). — (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXXX, 404-475).
12. 1929. GEROULD (J. H.). — History of the discovery of periodic reversal of heart-beat in Insects (*Biol. Bull.*, LVI, p. 215-226).
 1929. — Periodic reversal of heart action in the Silkworm and pupa (*Journ. Morphol.*, XLVIII, 385-431).
 1930. — History of the discovery of periodic reversal of heart-beat in Insects (*Science* 264).
13. 1925. GLASER (R. W.). — Hydrogen ion concentration in the blood of Insects (*Journ. of. Gener. Physiology*, VII, 599-602).
14. 1909. HOLLANDE (Ch.). — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères (*Arch. Zool. expér. et gén.*, II, 8^e série).
 1911. — Etude histologique comparée du sang des Insectes à hémorrhée

- et des insectes sans hémorrhée (*Arch. Zool. expér. et gén.*, VI, p. 253-323).
1921. — Oenocytoïdes et Tératocytes du sang des chenilles (*C. R. Acad. Sci.*, 170, p. 1341).
15. 1932. KOJANTCHIKOV. — On the heart activity of insects; the normal pulsation frequency of the dorsal vessel of *Blatta orientalis* and the effect of certain factors on it (*Inst. Control. Farm. and Forest. Pests. Bull.*, 2, p. 149-172).
16. 1894. KOWALEVSKY (A.). — Sur le cœur de quelques Orthoptères (*Arch. Zool. exp.*, 3^e série, t. II).
17. 1928. LÉVY (R.). — Fonctionnement du vaisseau dorsal de la larve de mouche en milieu artificiel (*C. R. Soc. Biol.*, 99, 1482-1488).
18. 1927. LI-HAO (M^{lle}). — Sur les facteurs de l'immunité chez la chenille de *Galleria mellonella* pendant la métamorphose (*C. R. Soc. Biol.*, CXXV, p. 993).
19. 1927. MATSUKI (T.). — Observations on the heart-beat in the chironomous Larva (*Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol.*, t. III, p. 55-69).
20. 1930. METALNIKOV et TOUMANOFF (C.). — Les cellules sanguines et la phagocytose chez les larves d'Abeilles (*C. R. Soc. Biol.*, CIII, 965).
21. 1922. METALNIKOV (S.). — Les changements des éléments du sang de la chenille pendant l'immunisation : *Galleria mellonella* (*C. R. Soc. Biol.*, LXXXVI, p. 350).
22. 1919. PAILLOT (A.). — Cytologie du sang des chenilles de Macrolepidoptères (*C. R. Acad. Sci.*, t. 169, p. 202).
— (*Ann. de l'Institut Pasteur*, t. 33, p. 403).
1923. — Sur une technique nouvelle permettant l'étude vitale du sang des Insectes (*C. R. Soc. Biol.*, t. 88, p. 1046).
1933. — L'infection chez les insectes : IMMUNITÉ et SYMBIOSE (p. 535). G. PATISSIER, Imprimeur à Trévoux, France.
1020. — La Phagocytose chez les Insectes (*C. R. Soc. Biol.*, LXXXIII, p. 425).
23. 1895. PAWLOWA (M.). — Ueber ampullenartige Blutcirculationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren (*Zool. Anzeiger*, Bd. XVIII).
24. 1886. POLETAJEWA (O.). — Du cœur des Insectes (*Zool. Anzeiger*, 5. Jahrg.).
25. 1931. RIJLANT (P.). — Les manifestations électriques du muscle et des contractions volontaires et réflexes chez les Arthropodes (*C. R. Soc. Biol.*, CXI, 631).
26. 1887. SELVATICO (D. S.). — Die Aorta im Brust und im des Schmetterlings von *B. mori* (*Zool. Anzeiger*, 10. Jahrg.).
27. 1828. STRAUSS-DURKEIM (H. E.). — Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris.
28. 1935. TAUBER (D. E.) and YEAGER (J. F.). — On the total Hemolymph (Blood) Cell Counts of Insects-II (*Ann. Ent. Soc. Amer.*).
29. 1932. URAMOTOO (S.). — On the mechanogram and electrocardiogram of the dorsal vessel and the alimentary canal in the Silkworm larva (*Bull. Imp. Seric. Expt. Sta. Tokyo*, t. 8, p. 121-134) résumé en anglais p. 134.
30. 1882. VAYSSIÈRE (A.). — Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérides (*Ann. Sci. nat. Zool.*, 6^e série, t. VIII).
31. 1928. WELCH (P. S.). — The physiology of insect metabolism (*Ann. of Ent. Soc. of America*., vol. XXI, n° 3, p. 476-488).
32. 1932. YEAGER (F. J.), and TAUBER (O. E.). — Determination of total Bloop

- volume in the Cockroach *P. fuliginosa* ; with special reference to Method (*Ann. Ent. Soc. America*, 25).
1933. — On counting mitotically dividing cell in the blood of the Cockroach *Periplaneta orientalis* LINN (*Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.*, 30-861).
1935. — On the hemolymph cell counts of some marine Invertebrate (*Biol. Bull.*, LXIX, 66-70).
33. 1934. YEAGER (J. F.) and HAGER (A.). — On the rates of contraction of the isolated heart and malpighian tube of the insect *Blatta* Method (*Iowa. State Col. Journ. Sci.*, t. 8, p., 391-395).
34. 1937. YEAGER (J. F.) and GAHAN (J. B.). — Effects of the alkaloid nicotine on rhythmicity of isolate heart preparations from *Periplaneta* and *Prodenia* (*Journ. of Agric. Research*, V).
-

CINQUIÈME PARTIE

LE MÉTABOLISME DE L'EAU ET LES CORPS DE RÉSERVE

Les variations de richesse en eau et en composés de réserves de l'insecte ayant une signification physiologique considérable, leur étude approfondie méritait d'être abordée, afin de voir dans quelle mesure l'alimentation du Doryphore avec *S. demissum* était susceptible d'agir sur elles.

Un premier chapitre traite de ce que l'on peut appeler, en empruntant un terme utilisé par PORTIER et en l'employant pour tous les stades du développement de l'insecte, la « phase plastique ».

Les éléments plastiques sont ceux servant de base à l'édification du corps et aux remaniements faits lors de la nymphose ; ce sont l'eau, les composés azotés sous leurs différentes formes ; enfin les éléments minéraux. Nous étudierons surtout le métabolisme de l'eau.

Un deuxième chapitre est consacré à ce que PORTIER appelle la « phase énergétique », c'est-à-dire aux substances oxydées dans le corps de l'insecte, cette transformation apportant de l'énergie. Les éléments dits énergétiques, sont principalement les glucides et les graisses à certains moments ils s'accumulent et forment les corps de réserve. Nous examinerons successivement les emplacements, la nature, les transformations de ces corps de réserve.

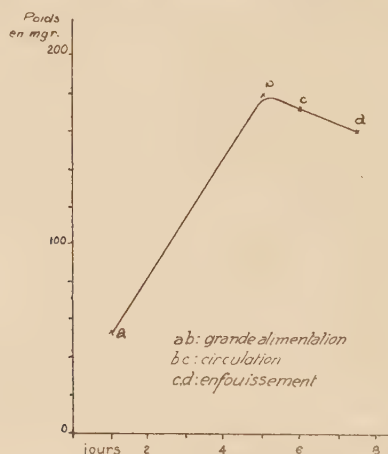
Nous sommes particulièrement redevables pour ces études aux renseignements trouvés dans un important travail de biochimie des Lépidoptères, fait par M^{me} A. DRILHON (8). Nous voulons remercier cet auteur tout particulièrement, pour la direction éclairée et la collaboration si agréable qu'elle a bien voulu nous apporter dans ces recherches.

A. — ÉTUDE DU MÉTABOLISME DE L'EAU

1. COMPLÉMENTS ET REMARQUES SUR LES VARIATIONS PONDÉRALES DE L'INSECTE AU COURS DE SON DÉVELOPPEMENT. — L'étude du métabolisme de l'eau, nécessite une étude détaillée du poids de l'insecte à ses divers stades.

Dans la première partie de notre étude, nous avons précisé, dans leurs grandes lignes, les variations de poids des insectes ; il est utile d'apporter des détails sur divers points spécialement importants pour les études qui vont suivre (1).

La larve. — Au cours de la phase *c*, du quatrième âge, la larve se déplace, vide son tube digestif et perd environ 5 % de son poids. Pendant la phase suivante (*d*) caractérisée par un repos souterrain, apparaît une nouvelle perte atteignant 10 % (Voir graphique n° 19).



Graphique 19. — Évolution pondérale d'une larve aux différentes phases du quatrième âge (alimentation sur *S. tuberosum* en plein air à 22°C.).

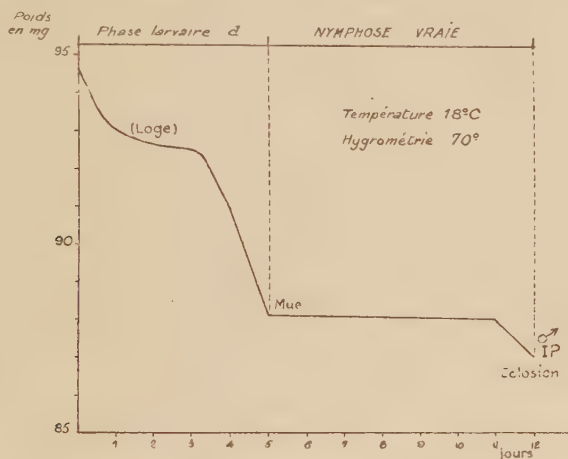
La nymphe. — Si l'on suit l'évolution pondérale pendant la nymphe vraie, on obtient une courbe dont l'allure est tout à fait iden-

(1) Les poids d'insectes que nous indiquons ont été obtenus par pesées de lots de 5 à 10 individus ; en plus, certains individus ont été suivis isolément avec pesées journalières.

Notre travail a été grandement facilité par l'emploi d'une microbalance électromagnétique à amortissement ultra-rapide et à lecture directe.

tique à celle signalée par PORTIER et DE RORTHAYS (30) pour la nymphose des Lépidoptères et par A. DRILHON (8) pour *S. pavonia*.

La courbe d'évolution que nous donnons dans le graphique n° 20 se rapporte à une larve en vie souterraine, puis à une nymphe maintenue à une température moyenne de 18°C, et un degré hygrométrique de 70°. Au début de la phase c, la larve pesait 95 mmgr. 3. Elle se transforme en nymphe 5 jours plus tard, avec une perte de poids de 6 mmgr. Pendant la nymphose vraie, qui dure 7 jours, la perte de poids est infime (0 mmgr. 2). La pesée suivante, faite à l'éclosion, indique une chute relativement importante et correspondant à l'expulsion du méconium.



Graphique 20. — Évolution pondérale d'un insecte au cours de la nymphose (en laboratoire à 18°C.)

L'insecte parfait. — A l'éclosion, l'insecte parfait pèse en moyenne 100 mmgr. à 120 mmgr. selon le sexe. L'évolution pondérale est alors étroitement liée aux facteurs hygrométriques et thermiques, ainsi qu'à l'alimentation, selon les caractères précisés dans la première partie de notre travail (1).

2. — LA TENEUR EN EAU DES INSECTES. — La teneur en eau des

(1) Dans les élevages effectués en laboratoire, il est fréquent d'observer des insectes de taille et de poids réduits. Ces insectes anormaux résultent des mauvaises conditions dans lesquelles les larves ont été élevées (surpopulation, alimentation desséchée) etc. Chaque fois qu'il a été possible, nous nous sommes adressés à des insectes provenant d'élevages en plein air, dans la nature.

insectes a été mesurée en pesant ceux-ci avant et après dessiccation à l'étuve à 37° pendant 24 heures, puis à 110-110° jusqu'à ce que le poids ne varie plus. Les insectes étaient grossièrement coupés en morceaux et placés dans des capsules.

Teneur en eau des larves. — En procédant sur des lots importants de larves nous avons obtenu les chiffres consignés dans le tableau n° XXX.

TABLEAU XXX

Teneur en eau de larves suivant leur âge et leur sexe

Stade	Sexe	Poids frais P. F	Poids sec P. S	Rapport $\frac{P. S}{P. F.}$	Teneur en eau %
L ¹		0,002	0,0003	0,16	85 %
L ² b		0,0045	0,0009	0,2	80 %
L ² c		0,0053	0,0007	0,2	86 %
L ³ a	♂ ♀	0,0097 0,0119	0,0018 0,0020	0,2	81 % 83 %
L ³ b	♂ ♀	0,0141 0,0132	0,0019 0,0020	1,4	86 % 85 %
L ³ c	♂ ♀	0,0262 0,0372	0,0048 0,0039	1,6	81 % 83 %
L ⁴ a		0,0963	0,0195	2,2	79 à 83 %
L ⁴ b	♂ ♀	0,10380 0,13960	0,0233 0,0330	2,3	76 à 79 % 76 à 79 %
L ⁴ c	♂ ♀	0,09315 0,12065	0,0206 0,0226	2,2	75 à 79 % 75 à 79 %
L ⁴ d	♂ ♀	0,10565 0,11700	0,02065 0,02488	2	79 à 84 % 79 à 84 %

Ces chiffres nous ont permis, d'établir que les larves ont une teneur en eau assez constante pendant la durée de leur croissance (BUSNEL) (IX). Elles suivent en cela la règle à peu près générale des êtres vivants (TEISSIER) (37). Toutefois l'examen des taux extrêmes révèle une différence sensible entre les premiers et les derniers âges, une déshydratation se produisant pour ces derniers (variations de 85 % à 75-79 %) c'est-à-dire au moment où la larve accumule des substances de réserve.

Ensuite, nous basant sur d'obligeantes remarques du professeur PLANTEFOL indiquant que certains composés chimiques et notamment les alcaloïdes, ont pour effet de provoquer des modifications de la teneur en eau de l'organisme, nous nous sommes demandés si l'action du *S. demissum* ne se manifesterait pas dans un sens analogue.

TABLEAU XXXI

Perte en eau de larves alimentées sur S. demissum.

Désignation des lots et alimentation	Alimentation prise pendant l'essai	Poids avant l'expérience des insectes				Poids après l'expérience				Variations de		
		Poids frais.	Poids sec.	Eau.	Poids frais.	Poids sec.	Eau.	Eau	Poids sec.	Total		
A Analyse im- médiate (té- moin).....	»	224	36 (1)	188	»	»	»	»	»	»		
C <i>S. tuberosum</i>	4.500 mm ²	257	41	216	390	147	243	+ 427	+ 106	+ 533		
D <i>S. demissum</i>	50 mm ²	295	47	248	222	35	187	- 73	- 12	- 85		
B Jeûne (témoin)	»	280	44	236	260	44	216	- 20	0	- 20		

(1) Les chiffres entre parenthèses ont été calculés en tenant compte du poids frais des lots et du rapport $\frac{P. S.}{P. F.}$ établi grâce à l'analyse du lot A d'insectes.

Dans ce but l'essai suivant a été institué : 40 larves du 3^e âge furent isolées en lots homogènes de 10 individus et de même poids. Un lot *a*, fut analysé avant l'expérience ; le lot *b* fut conservé à jeun, le lot *c* alimenté en *S. tuberosum* et le lot *d* alimenté en *S. demissum*. L'expérience dura deux jours, les insectes étant placés à une température de 22°C, dans une hygrométrie de 60° et recevant leur nourriture sous forme de rameaux détachés. Les résultats sont consignés dans le tableau XXXI ci-dessus.

Alors que les larves mises sur *S. tuberosum* augmentaient de poids, celles sur *S. demissum* et gardées à jeun diminuaient. Dans ces essais, ce sont celles sur *S. demissum* qui ont eu la perte de poids la plus grande (20 % du poids frais), perte portant à la fois sur l'eau et le poids sec contrairement à ce qui avait lieu pour le témoin à jeun.

Teneur en eau de la nymphe. — Pendant la période nymphale, la teneur en eau varie peu, elle oscille entre 84 et 88 %. Toutefois, pour être menée à bien, la nymphose exige une certaine humidité du milieu extérieur surtout à la fin de la transformation quand la teneur en eau s'élève un peu.

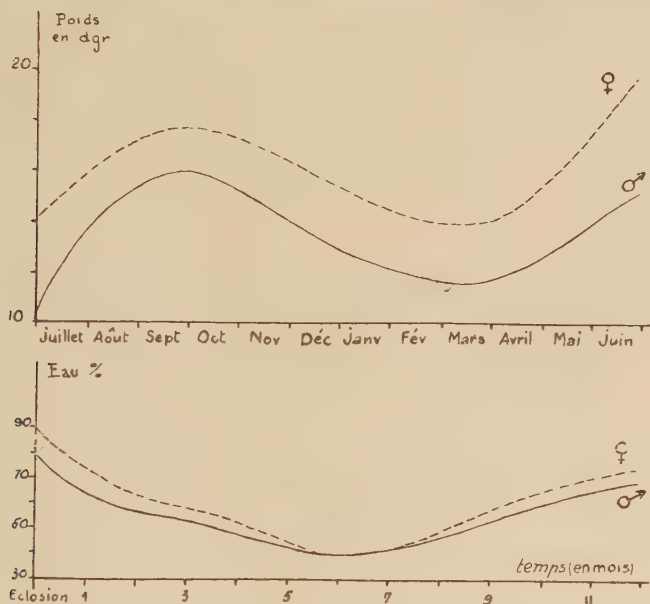
Le métabolisme de l'eau répond, pour la nymphe du Doryphore, aux mêmes lois que pour l'ensemble des nymphes des Coléoptères ; et l'on observe par exemple les mêmes phénomènes que ceux signalés par LUDWIG (2) c'est-à-dire que la dessiccation a pour effet de prolonger la durée de la nymphose. En période sèche, la nymphose peut être prolongée de plusieurs jours, parfois de 10 à 15, mais la mortalité est alors très augmentée.

Teneur en eau de l'imago. — Les analyses faites ont donné les chiffres suivants résumés dans le tableau XXXII.

Un premier caractère apparaît : la grande variation de la richesse en eau des adultes. Au fur et à mesure que les insectes mangent et se préparent à l'hibernation, leur richesse relative en eau s'abaisse de près d'un quart. FINK (XXIII) et MELLANBY (22) ont montré que, pendant la phase biologique suivant celle que nous avons analysée, l'hibernation, la teneur en eau des insectes demeure faible, mais reste liée aux conditions de température, variant dans le même sens que celles-ci. A cette faculté de deshydratation des insectes en période de refroidissement progressif, est attribuée la possibilité de résistance

TABLEAU XXXII
Teneur en eau et poids sec de l'imago

Age et sexe	Poids frais	Poids sec	Teneur en eau
a) naissance	♂ 0,0755 ♀ 0,1159	0,0130 0,0165	83 % 90 %
b) après 2 jours d'alimentation	♂ 0,0880 ♀ 0,1004	0,0175 0,0202	80 % 80 %
c) après un mois d'alimentation	♂ 0,1472 ♀ 0,1589	0,0588 0,0687	60 % 65 %



Graphique 21. — Évolution pondérale de l'imago. Variation de la teneur en eau.

de l'insecte à des températures très basses (1). La teneur en eau à la fin de l'hibernation est plus faible de 5 % environ, que celle de la

(1) Nous n'avons pas détaillé l'étude de l'hibernation de l'insecte, celle-ci ayant fait l'objet en Amérique de la remarquable étude de BREITENBECHER (II) et en France d'un travail publié en commun avec A. DRILHON (V et VI).

période automnale et si l'abaissement n'est pas accentué c'est peut-être par suite de la disponibilité de ce que BABCOCK (3) appelle « l'eau métabolique de remplacement », eau apportée par la transformation printanière des graisses pour la maturité sexuelle. Au printemps il se manifeste un besoin d'hydratation brutale et si après une première hydratation dans le sol, l'insecte après sa sortie printanière ne peut boire longuement, il périt. Pendant la période de ponte, les insectes ont une teneur en eau très élevée, teneur à rapprocher de l'abaissement notable des réserves.

L'ensemble des chiffres obtenus sur les variations de la teneur en eau de l'imago est regroupé dans le tableau XXXIII et le graphique n° 21.

TABLEAU XXXIII

Variations de la teneur en eau de l'insecte parfait suivant l'âge et le sexe

Age de l'imago	Caractères biologiques de l'âge	Poids moyen		Teneur en eau du corps	
		♂	♀	♂	♀
Éclosion	—	0,10	0,12	% 83	% 90
1 mois.....	Alimentation intense et phase d'accumulation de réserves	0,15	0,16	60	65
3 »		0,16	0,18	55	60
6 »	Hibernation	0,13	0,15	36	36
9 »	Absorbtion d'eau et matura- tion sexuelle	0,12	0,14	55	60
11 »	Alimentation intense	0,14	0,18	65	70
12 »	Ponte	0,15	0,20	65	70

Nous n'avons pas encore abordé l'étude des variations de richesse en eau de l'insecte parfait alimenté sur *S. demissum*.

B. — ÉTUDE DES CENDRES

L'analyse des cendres des insectes, a été faite par un grand nombre d'auteurs. DRILHON (9) a montré toute l'importance des cathions Potassium et Magnésium, chez les Lépidoptères. En collaboration avec cet auteur, nous avons étudié la répartition de ces constituants chez le Doryphore.

Les animaux qui ont servi à l'évaluation de la teneur en eau, sont calcinés en capsule de platine jusqu'à l'obtention de cendres blanches sur lesquelles on procède à la recherche des cathions. Les principaux résultats sont consignés ci-dessous dans le tableau XXXIV.

TABLEAU XXXIV
Teneur en cendres chez le Doryphore.

Cendres	Larve (L ⁴)	Imago
Teneur en matières minérales totales	3,5 %	1,04 %
Teneur en sodium	—	0,246 pour 1.000 de tissus frais
Teneur en potassium.....	0,560 pour 1.000	1,006 pour 1.000 de tissus frais
Teneur en calcium	0,580 pour 1.000	0,577 pour 1.000 de tissus frais
Teneur en magnésium.....	—	1,003 pour 1.000 de tissus frais

C. — ÉTUDE DU CORPS DE RÉSERVE PROPREMENT DIT (phase énergétique)

Les substances de réserve accumulées à certaines périodes, ont un rôle primordial chez les insectes ; elles leur permettent en effet de franchir diverses phases où le corps doit vivre sur lui-même : nymphe, hibernation, maturation sexuelle. Elles comprennent principalement les lipides et les glucides.

La biochimie de ces substances a été étudiée par TIMON-DAVID (XLII), mais la question a été particulièrement analysée et développée par DRILHON (10) et nous renvoyons à son travail pour les détails bibliographiques. Nous citerons également les travaux récents de EVANS (11-12) sur *Tenebrio molitor* et *Lucilia sericata*, puis ceux de BODENHEIMER (6) et de TEISSIER (37).

Du point de vue physiologique et histologique, c'est FABRE (13) (1863) et MARCHAL (21) (1889) qui ont précisé les premiers, que le corps adipeux est le siège principal des transformations que subissent les matériaux apportés par l'hémolymphe : ils ont montré aussi qu'il pouvait fonctionner comme une sorte de rein d'accumulation et emmagasiner des inclusions uriques, tout en élaborant des granulations albuminoïdes, considérées comme substances de réserve.

Les travaux consacrés ensuite à l'étude histologique du tissu adipeux sont très nombreux et nous citerons comme auteurs principaux : BERLESE (4) HENNEGUY (15), SEMICHON (33), PEREZ (27), ANGLAS (2), FEYTAUD (14).

L'emploi de techniques nouvelles a permis à TAHIR-ERTOGRUL (36) et à BOGOJAWLENSKI (7) de montrer que des réserves de glycogène se localisaient essentiellement dans le corps adipeux.

Enfin, signalons les récents travaux de NOEL (24) et surtout ceux de PAILLOT (25-26) sur le chondriome des cellules adipeuses du Ver à soie.

Les travaux histologiques entrepris sur les Coléoptères, sont dus principalement à BERLESE (4), POYARKOFF (31) et HENNEGUY (15).

Il nous a semblé intéressant, pour le Doryphore, de mener parallèlement à l'étude chimique, l'étude histophysiologique des substances de réserve. Pour des raisons d'ordre matériel (quantité d'insectes trop grandes, difficulté de réalisation de techniques rapides) notre étude sur les substances de réserves n'a porté que sur les Lipides et les Glucides, lesquels, comme l'ont montré les recherches de DRILHON, sont les deux constituants primordiaux dont les variations quantitatives sont les plus caractéristiques d'un changement d'état physiologique de l'insecte.

I. — TECHNIQUES D'ÉTUDE SUIVIES (1)

Méthode de dosages. — Nous avons recherché des techniques qui nous permettaient de fixer du matériel à l'avance, l'analyse étant faite l'hiver au laboratoire. Les dosages ont porté sur des lots assez importants d'insectes (10-15-20) et plusieurs dosages ont été faits pour une même série.

Pour les corps gras, on a opéré sur 1 gr. 5, au moins de matière vivante, en utilisant la méthode de KUMAGAWA-SUTO (18) appliquée avec succès à l'étude des Lépidoptères par DRILHON ; cette méthode a l'avantage de donner la totalité des acides gras et des substances insaponifiables.

Les matières grasses ont été dosées sous forme d'acides gras totaux après extraction à l'alcool bouillant et saponification. Nous avons

(1) Les insectes étudiés ont été élevés directement sur plantes et en plein air. Les chiffres de dosages donnés correspondent à des moyennes de plusieurs analyses.

extrait ensuite les insaponifiables, ce qui permettait d'obtenir le rapport $\frac{\text{insaponifiable}}{\text{acides gras totaux}} = \text{coefficient lipocylique}$.

Les sucres ont été dosés en suivant la microméthode de BAUDOUIN-LEWIN, telle qu'elle a été modifiée par DRILHON (se reporter au chapitre IV).

Technique histologique. — A la suite d'une étude sur le rôle des fixateurs, effectuée à l'Institut d'Histologie de la Faculté de Médecine de Lyon, et des échanges de vue avec les Maîtres Histologistes de l'École Lyonnaise : POLICARD (29), NOEL, PAILLOT, M^{me} PILLET, nous avons adopté définitivement comme fixateur, le formol neutre salé (10 % de formol) mis dans une eau physiologique à 6 ‰ de chlorure de sodium. Ce fixateur, d'une préparation facile, d'une durée pratiquement indéfinie, joue en même temps le rôle de milieu conservateur ; ainsi les pièces peuvent y séjourner indéfiniment sans inconvénient pour les affinités tinctoriales des tissus et leur structure histologique et cytologique. Les pièces sont ensuite chromisées pendant trois semaines dans le bichromate de potasse à 3 %. Les colorations utilisées sont : hématoxyline ferrique, éosine, hémateïne-éosine ; triple coloration de PRENANT (28), coloration de MILLOT (23).

II. — LES LIPIDES ET LES GLUCIDES

Teneur chez des insectes à divers stades évolutifs. — Les analyses d'insectes à divers stades ont donné les chiffres consignés dans le tableau XXXV et sur les graphiques nos 22 et 23.

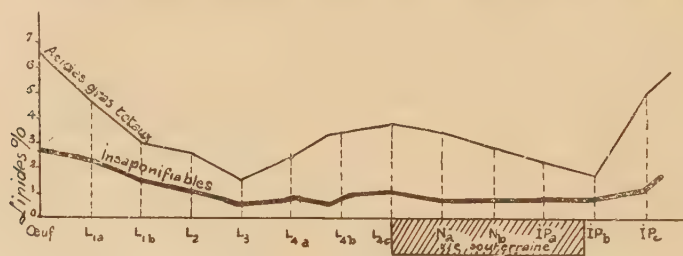
On voit, par le tableau, que l'œuf au moment de la ponte, contient 7 % d'acides gras totaux, ce qui est une proportion élevée. Pendant l'incubation, cette teneur s'abaisse pour atteindre 4,65 % à l'éclosion. Une telle perte d'acides gras au cours de l'incubation, qui atteint près de 50 % est du même ordre que celles notées par SLIFER (14) sur les œufs de Sauterelles. Le Doryphore peut être classé dans la catégorie des « insectes à rendement moyen » telle qu'elle a été définie par TIMON-DAVID (1).

(1) TIMON-DAVID (XLII) donne les chiffres suivants de corps gras pour cent : larves 3 %. Insectes parfaits 13,48 %. Ces chiffres correspondent à nos résultats, cependant l'auteur n'a précisé ni le stade, ni l'état biologique, ni le sexe des insectes qu'il a étudiés.

TABLEAU XXXV

Lipides et glucides chez le Doryphore à divers stades.

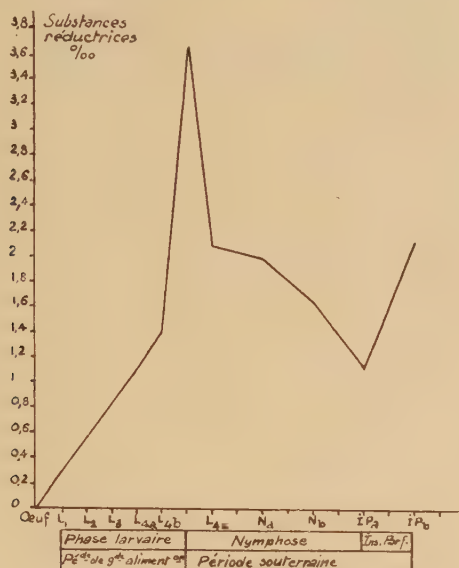
Stade évolutif	Acides gras totaux %	Substances insaponi- fiables %	Coefficient tipocytique %	Substances réductrices ‰
Œufs				
1 ^o fraîchement pon- du	7,31	2,60	36	0,60
2 ^o peu avant l'éclo- sion.....	4,64	2,22	47	0,507
Larve				
1 ^{er} âge	3	1,55	51	0,55
2 ^e âge	2,64	1,40	42	0,781
3 ^e âge	1,59	0,49	45	1,06
4 ^e âge	2,33	0,75	32	1,88
» <i>ab</i>	3,39	0,55	18	3,75
» <i>c</i>	3,74	1,09	28	2,23
» <i>d</i>	3,59	0,70	19	2,02
Nymphe à la mue...	3,45	0,86	25	1,88
Imago dans le sol ..	2,20	0,86	39	1,10



Graphique 22. — Variation de la teneur en lipides au cours des phases larvaires et nymphales.

Au cours du développement larvaire on constate d'abord une diminution progressive de la teneur relative en corps gras, ce qui indique que la larve ne forme pas alors de graisses, ou en forme en quantité restreinte, en tout cas non proportionnelle à son augmentation de poids. A partir du troisième âge, la situation change, la teneur en lipides remonte rapidement ; on entre dans la phase de for-

mation et d'accumulation de substances de réserves et qui constitue une phase critique du développement ; c'est en effet à partir de ce moment que l'influence de l'alimentation sur le devenir ultérieur de l'insecte peut se faire le plus sentir.



Graphique 23. — Variation de la teneur en substances réductrices au cours des phases larvaires et nymphales

Les substances sucrées, à l'inverse des corps gras, ont une teneur relative s'élevant lentement mais régulièrement en partant de l'éclosion.

Pendant la nymphose les substances grasses sont utilisées progressivement, par contre les substances réductrices sont rapidement consommées au début de la phase souterraine.

L'insecte parfait naît avec une teneur relative en graisse assez faible qui est du même ordre que celle de la larve du troisième âge ; cependant ses réserves en substances réductrices sont beaucoup plus fortes.

L'étude détaillée des insectes parfaits nous a fourni les chiffres groupés dans le tableau XXXVI et résumés dans le graphique n° 24.

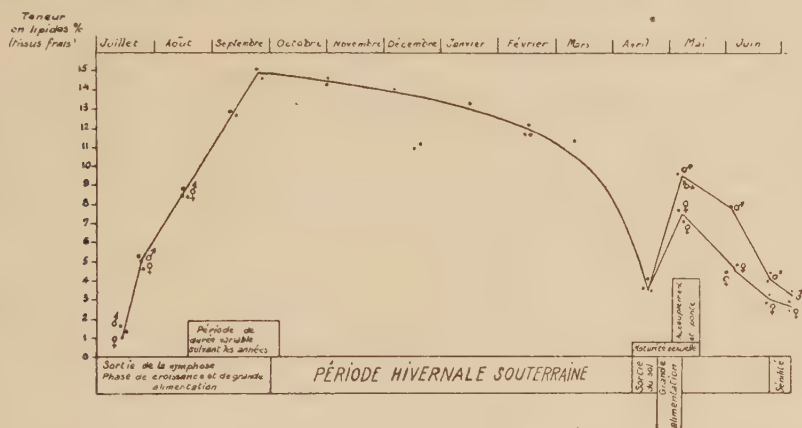
Au cours de sa vie, l'insecte parfait a des teneurs en lipides très variables. D'abord le taux est très bas au moment où, après la nymphose, il gagne la surface du sol ; par la suite, rapidement et au fur

TABLEAU XXXVI — *Lipides et glucides chez l'imago.*

Epoques de l'année phases écologiques	Sexe	Acides gras totaux %	Insapo- nifiables %	Coefficient lipocy- tique %
1. Imago à la mue dans le sol ; im- mobile		2,20	0,86	39
2. Imago venant de remonter sur le sol (juillet)	♂	1,86	0,82	44
	♀	1,42	0,75	53
3. Imago après 1 mois d'alimenta- tion (début Août)	♂	4,94	0,87	17
	♀	4,89	0,17	24
Après 2 mois d'alimentation (fin Août)		8,80	1,46	16
4. Imago en hibernation				
Septembre		14,99	2,75	18
Octobre		13,7	1,80	13
Novembre		12,6	1,03	9
Décembre		10,9	0,70	7
Janvier		13,4	0,91	7
Février		11,4	0,84	7
Mars		11,6	1,23	10
5. Sortie sur le sol mais alimentation non commencée (Avril)	♂	3,27	0,61	18
	♀	3,47	0,71	20
6. Alimentation abondante et pon- tes (Mai)	♂	9,63	2,34	24
	♀	7,6	2,45	30
7. Période de sénilité (fin Juin)	♂	7,84	0,80	10
		4,08	1,49	36
		3,13	1,85	59
	♀	4,45	0,62	14
		3,05	0,61	19
		2,72	1,05	38

et à mesure de l'alimentation, la teneur s'élève ; partant de 1,80 % en juillet, elle atteint 8 % quand l'insecte a fini sa grande alimentation enfin août, et 12 à 15 % quand il entre en hibernation. Cette dernière augmentation se fait en l'espace de peu de jours et avec une certaine corrélation entre les pertes de poids et d'eau ayant lieu à cette période. RUDOLFS (32) en 1926, observa des variations du même ordre dans le métabolisme des graisses chez *Malacosoma americana*.

L'élévation brusque de la teneur en lipides ne s'explique pas uniquement par la déshydratation ; comme elle dépasse de beaucoup la quantité de graisse trouvée par l'insecte dans sa nourriture, on est conduit à penser qu'il y a formation d'acides gras aux dépens des hydrates de carbones et d'autres substances des végétaux.



Graphique 24. — Variation de la teneur en lipides totaux chez l'imago à ses différentes phases biologiques.

Les élevages nous ont montré que la grande majorité des insectes, n'étant pas encore entrés dans le sol pour l'hibernation, ont une richesse en lipides n'atteignant pas 10 % ; par contre, ceux entrés dans le sol depuis peu ont toujours présenté à cette époque un taux supérieur (12 à 15 %).

Au cours de l'hiver, la consommation des réserves est faible, mais progressive, au début du printemps survient une chute rapide de la teneur en lipides (dont l'importance est cependant moins grande que celle observée au cours de la vie larvaire) et qui est en relation avec le réveil des insectes, leur remontée à la surface du sol et leur début d'activité sexuelle.

Dès que les insectes s'alimentent activement, les lipides sont rapidement reconstitués et cet enrichissement atteint les deux tiers de ce qu'il était avant l'hiver. Avec la période de pontes abondantes, on observe alors une nouvelle baisse des substances de réserve, s'accroissant continuellement dans la période de vieillissement.

L'ensemble de ces remarques sur les graisses du Doryphore nous a amené à classer cet insecte parmi les insectes dits « à rendement faible ».

Les différences de teneur en lipides suivant le sexe des individus ont été établies par DRILHON sur les Lépidoptères ; elles sont identiques chez le Doryphore. Ce sont surtout les mâles qui ont les teneurs les plus élevées. Ces différences n'apparaissent que dans la période printanière du cycle, période correspondant au maximum d'activité sexuelle.*

Caractères chimiques des lipides du Doryphore. — Ils ont été étudiés par TIMON-DAVID et se résument comme suit, d'après des données établies par cet auteur.

Chez la larve, la graisse est de consistance butyrineuse et ses indices sont : Indice d'iode 121,9

Indice de saponification 192,6

Pour les insectes parfaits, les lipides se présentent sous la forme d'huile solide, de couleur rouge orangé, avec les caractères suivants :

Densité à 21°C.,	0,9152
Indice de réfraction à 17°C.,	1,471
Indice d'iode	108,6
Indice de saponification	188,2
Pourcentage d'insaponifiable	5,9
Pourcentage de bromures insolubles dans l'éther	3,1

Les acides gras insolubles correspondant à cette huile, sont colorés en vert et solides à la température ordinaire ; de plus leurs caractères sont :

Point de fusion	31.8°C.
Indice d'iode	116.3
Indice de neutralisation	200.7
Poids moléculaire moyen	279.0
Proportion d'acides non saturés dans l'huile	72.4

Au cours des dosages, nous avons constaté la présence dans les acides gras totaux d'un corps saponifiable, insoluble dans l'éther,

soluble dans l'alcool et formant un dépôt, après les extractions éthérées. Ce corps semblerait voisin des cires et il est toujours plus abondant chez les femelles que chez les mâles.

III. — HISTOPHYSIOLOGIE DU TISSU ADIPEUX

a) Le tissu adipeux chez la larve. — Nous venons de voir les variations de richesse en corps gras au cours des différentes phases de la vie de l'insecte ; examinons maintenant les phénomènes se passant dans la cellule adipeuse elle-même.

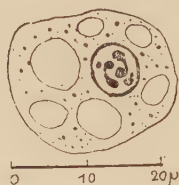
Chez la larve venant d'éclore, il existe un tissu adipeux déjà nettement différencié ; les cellules sont quelquefois libres ou groupées par quatre ou cinq, le plus souvent en une seule assise, formant par leur assemblage, de petites nappes interposées entre la peau et les muscles, entre les muscles et les intestins, et dans l'ensemble, flottant librement dans les lacunes interorganiques dont elles n'occupent qu'une faible partie.

Les cellules adipeuses sont de forme ovoïde, d'un diamètre moyen de 10 à 12 μ . Le noyau, sphérique, ayant environ 5 à 7 μ , est bourré de masses chromatiques au nombre de 2.5 ou 6, en gros grains le plus souvent accolés par deux. Le protoplasme comprend des vacuoles de graisse (avec les techniques utilisés, les graisses ont été dissoutes par les réactifs et ces vacuoles sont vides) qui se colorent en noir par l'acide osmique et de nombreuses mitochondries de forme granuleuse. Ces éléments ponctués, de taille variable, se trouvent dans le cytoplasme périnucléaire et périphérique, délimités par les trabécules radiaires intra-vacuolaires. Le protoplasme comporte également de nombreuses granulations éosinophiles (voir fig. 33, 1).

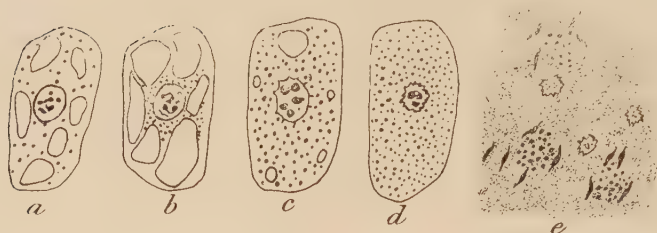
Pendant les trois premiers âges larvaires, on assiste à une légère augmentation de la taille des cellules adipeuses ; celles-ci atteignent successivement 12 à 17 μ , puis 12 à 20 μ de diamètre, leur noyau ayant environ 7 μ . Peu de changements notables surviennent dans leur constitution, le cytoplasme garde la même disposition et le même aspect, les vacuoles graisseuses n'augmentent pas de nombre. La légère variation du tissu adipeux, montre bien que l'abaissement de la teneur relative en lipides, signalé par l'analyse chimique, correspond à une faible formation de graisses, compte tenu de la croissance de l'insecte.

Au quatrième âge, il se produit brusquement un accroissement con-

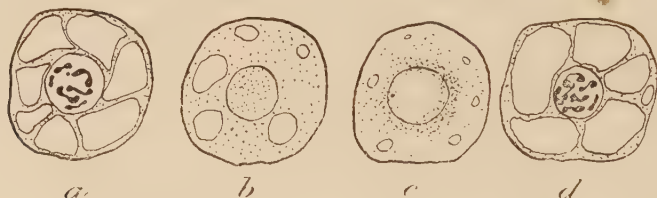
sidérable de la taille des cellules qui atteignent alors 35 à 50 μ . Leurs noyaux ne se sont pas accrus proportionnellement, leur taille restant toujours constante, de 7 μ environ. L'accroissement considérable de



1. Cellule adipeuse chez la larve du 3^e âge.



2. Évolution cytologique de la cellule adipeuse larvaire au cours du 4^e âge.



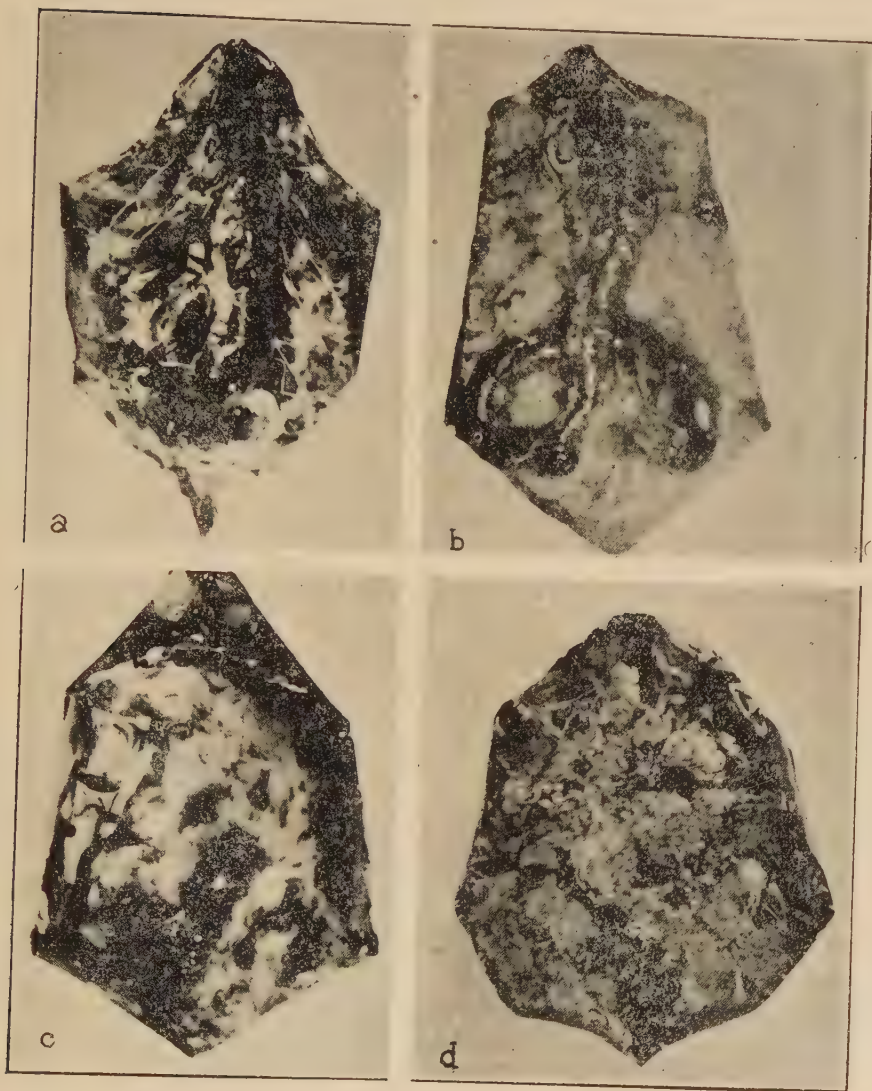
3. La cellule adipeuse larvaire au cours de la mue (*a* et *d*, cellule au repos).



4. Aspect général de tissus adipeux au début (*a*) et à la fin de la nymphose (*b*).

Figure 33.

taille des cellules adipeuses joint à la multiplication numérique de celles-ci, fait que le corps adipeux remplit d'une manière de plus en plus complète, les espaces inter-organiques. Les cellules se com-



De gauche à droite : Larves aux stades *a*, *b*, *c*, *d*.

- a*) Début du développement.
- b*) Corps envahi par le tissu adipeux.
- c*) Régression du tube digestif.
- d*) Désorganisation adipeuse prénymphe (on distingue les testicules).

Figure 34. — Evolution du tissu adipeux chez la larve du 4^e âge.

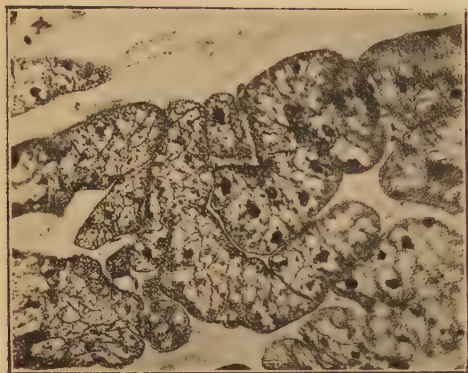
priment mutuellement, se déforment, et deviennent polygonales. Cependant leur assemblage semble être toujours sur un même plan et les groupes de cellules ont l'aspect de travées le plus souvent unicellulaires (voir fig. 35).

Au même temps, les vacuoles grossissent considérablement, envahissant toute la partie périphérique des cellules ; au début de la phase *b* (fig. n° 33, 2 *a*), les cellules atteignent 50 à 60 μ dans leur plus grande longueur, sur 10 à 15 μ de largeur ; puis (2 *b*) les mitochondries et les granulations éosinophiles se ramassent et se condensent autour du noyau qui tend à se déformer très légèrement ; il semble que l'on aperçoive à ce stade des mitoses très nombreuses. A la phase *b*, au moment où les dosages signalent une augmentation considérable de teneur en substances de réserves, on assiste à la diminution progressive, puis à la disparition des vacuoles (2 *c*), les plastes éosinophiles et les mitochondries augmentent de taille et envahissent toute la cellule, le noyau se modifie légèrement, il devient hérissé, crénelé, épineux. A la fin du stade *b*, au moment où la larve cesse de s'alimenter et change de couleur, la cellule adipeuse est bourrée de ces granulations, le noyau est tout à fait déformé, il perd ses affinités pour l'hématoxyline, les vacuoles adipeuses sont très réduites (2 *d*). les membranes sont plus ou moins altérées et on assiste à la digestion du tissu adipeux par les leucocytes du sang qui sont répandus dans la cavité générale. Sous l'action des diastases leucocytaires, les cellules sont déchiquetées, les granulations mitochondriales sont réduites en une pulpe fine qui ne se différencie plus et qui se répand comme un liquide dans tout le corps ; seuls les noyaux persistent, à peine colorables et très difficilement discernables (2 *e*).

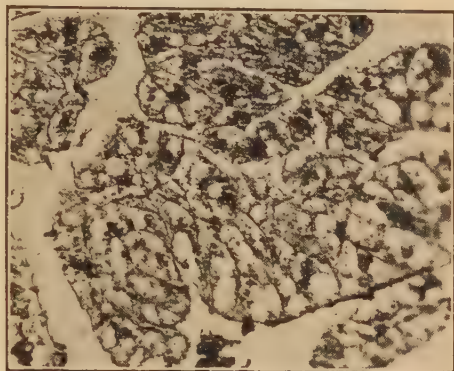
Il est utile de signaler que cette première utilisation du tissu adipeux et la digestion leucocytaire se remarquent très souvent au stade *b*, dans les parties postérieures de la larve, et que l'histolyse progresse ensuite de l'arrière à l'avant.

Cette dissociation des nappes adipeuses est un phénomène observé par divers auteurs et en particulier par PEREZ (27), mais elle présente ici la particularité de commencer à se produire avant la fin de la vie larvaire.

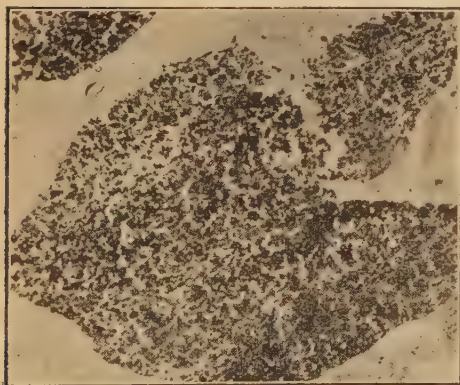
b) Le tissu adipeux au cours d'une mue larvaire. — Si nous prenons, par exemple, une jeune larve du deuxième âge entrant dans la phase d'arrêt qui marque le repos de la prémue, l'examen des



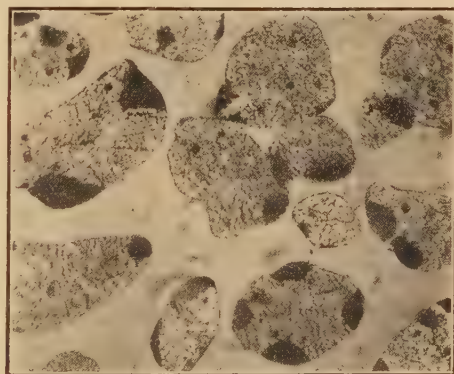
Le tissu adipeux larvaire au début du 4^e âge. Les cellules sont accolées en bandelettes à contours précis.



Le tissu adipeux larvaire au 4^e âge *b*. Les cellules s'hypertrophient, et les vacuoles adipeuses s'amplifient. Il y a une condensation des mitochondries.



Le tissu adipeux chez la nymphe (stade intermédiaire) ; après l'histolyse, on assiste à la reconstitution progressive du tissu adipeux.



Le tissu adipeux chez l'insecte parfait jeune. Les oénocytes sont très nombreux et incrustés dans les amas de cellules adipeuses.

Figure 35. — Étude histologique du tissu adipeux. Immersion Ocul. 10 × Obj. 100 Leitz.

cellules adipeuses révèle une série de transformations qui vont se poursuivre régulièrement jusqu'après la mue (fig. n° 33, 3 a).

Le premier temps est marqué par une diminution de la taille des nucléoles, et semble dû, non pas à une résorption, mais à une perte d'eau (c'est à ce moment qu'un liquide va se loger sous la cuticule chitineuse où il facilitera la mue).

Le deuxième temps amène l'apparition de nombreux plastes éosinophiles qui sont des plastes albuminoïdes, d'origine mitochondriales. On rencontre aussi des mitochondries granuleuses éparses çà et là dans le protoplasme. Dans le noyau, les mottes chromatiques sont réduites à de fines granulations dispersées uniformément dans sa masse. Cette période correspond à la phase ascendante du cycle du chondriome (Voir fig. 33, 3 b).

Le troisième temps, au cours de la mue, montre une condensation du chondriome autour du noyau, tandis qu'à l'intérieur de celui-ci, les granulations chromatiques acidophiles se rassemblent dans la partie périphérique, laissant une tache claire au centre (voir fig. 33, 2 c).

Au quatrième temps, correspondant à la phase descendante du cycle évolutif du chondriome, la cellule redevient normale, le noyau retrouve son aspect classique avec ses mottes chromatiques ; les plastes et les mitochondries ont beaucoup diminué, enfin les nucléoles ont repris leur taille normale (voir fig. 33, 3 d).

Ce processus est, dans son ensemble, assez comparable à celui observé souvent chez les insectes, en particulier par PAILLOT (26) et TAHIR-ERTOGRUL (36).

c) **Le tissu adipeux au cours de la nymphose.** — Au cours de la nymphose, il ne persistera aucune cellule larvaire adipeuse, seuls les noyaux seront présents dans la masse.

L'examen de la bouillie nymphale révèle un accroissement de la taille des granulations mitochondriales qui deviennent de plus en plus grosses au fur et à mesure de l'évolution de la nymphose (fig. 33, 4 a). On assiste, sur des coupes faites sur des individus à des stades différents, au retour de l'affinité des noyaux et des mitochondries pour les colorants au fer, ce qui semble indiquer un changement d'état très net (4 b). Les vacuoles réapparaissent enfin, disséminées dans la masse ; les contours des massifs cellulaires se dessinent, pendant qu'à ce stade, les œnocytes viennent s'incruster dans le tissu adipeux (voir fig. 35).

d) Le tissu adipeux chez l'insecte parfait. — Il est nécessaire de distinguer chez l'insecte parfait deux sortes de graisses. D'abord la graisse provenant d'un excès des réserves accumulées par la larve et inutilisées à la métamorphose ; on peut l'appeler « graisse résiduelle ». Elle est de couleur jaune, s'observe chez l'insecte à jeun venant d'éclore (taux atteignant 1,4 à 1,8 %). Ensuite la graisse de néoformation, c'est-à-dire résultant directement de l'alimentation prise par l'adulte et qui servira à la conservation hibernale et à la reproduction, comme nous l'avons montré précédemment. Cette « graisse imaginale » est de beaucoup la plus abondante.

La première est surtout localisée dans les éléments adipeux périphériques qui gardent une couleur rouge orangé foncé ; la seconde, au contraire, envahit, au cours de sa formation, toute la cavité du corps et entoure le tube digestif d'une gaine jaune orangé clair. Nous n'avons pas pu les différencier chimiquement.

Au point de vue histologique, on n'observe entre les cellules adipeuses périphériques et celles garnissant le tube digestif, que de petites différences portant surtout sur la taille des cellules.

Lorsque l'insecte nouvellement formé sort de terre, les cellules adipeuses centrales ne sont pas nettement individualisées. Le contour des massifs cellulaires est délimité par un très fin tractus ; les masses adipeuses sont bourrées de noyaux déformés, de vacuoles (petites et peu nombreuses) mais surtout de mitochondries et de granulations éosinophiles extrêmement abondantes dont le diamètre est d'environ 2 μ .

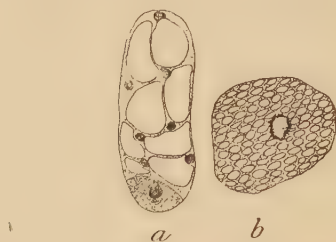
Après alimentation, les cellules sont groupées en lobules étroits dans lesquels viennent s'incruster des oenocytes (voir fig. 36 1 a).

Au fur et à mesure que l'on s'approche de la période automnale, le nombre des cellules augmente, les vacuoles grasses augmentent aussi de volume jusqu'à atteindre de 15 à 20 μ du diamètre.

A l'automne, période de la condensation et du développement des réserves, de la perte d'eau, le tissu adipeux prend un aspect très caractéristique : les vacuoles sont petites (5 μ de diamètre environ), très nombreuses et disposées en files à peu près régulières dans la cellule, les travées étant bourrées de mitochondries. A ce stade le noyau perd à nouveau son affinité pour les colorants et il se déforme un peu (Figure n° 36, 1 b).

A la fin de l'automne et pendant l'hiver, les vacuoles disparaissent

peu à peu, pour faire place à d'abondantes granulations éosinophiles et aux mitochondries (figure n° 36 2 c.).



1. La cellule adipeuse chez l'insecte parfait jeune (a)
puis dans sa période estivale (b).



2. La cellule adipeuse chez l'insecte hibernant.



3. Le tissu adipeux chez l'insecte parfait de printemps.

Figure 36.

Au printemps, en même temps que l'insecte se réhydrate et mange, sa teneur en graisse augmente et les cellules grasses deviennent peu distinctes dans la masse du tissu adipeux. Les vacuoles réapparaissent, larges de 15 à 20 μ , les noyaux ont 5 à 7 μ de diamètre et sont entourés de nombreuses mitochondries (figure n° 36 3).

e) Les **Ænocytes**. — Ces éléments, depuis la découverte de WIELOWIEJSKI (40), ont été retrouvés dans tous les groupes d'insectes. On est encore réduit à des hypothèses sur leur rôle physiologique. Récemment un travail de ALBRO (1) a fait une mise au point de la

question et nous renvoyons à la publication de cet auteur pour la bibliographie.

Selon les conclusions d'ALBRO, d'après ses études sur *Galerucella nymphaeae* LINN, les œnocytes ont d'abord une fonction glandulaire ; leurs connexions intimes avec les trachées seraient en rapport avec un besoin intense nécessité par l'activité glandulaire. Avant chaque mue larvaire, des vacuoles hyalines apparaissent dans le cytoplasme, puis elles disparaissent au moment de la mue. Au début de la nymphose, ou juste un peu avant, les œnocytes larvaires subissent une dégénérescence : ils diminuent de taille et prennent un aspect déchiré. De tous ces faits, résulte la suggestion que les œnocytes pourraient directement ou indirectement jouer un certain rôle lors de la mue.

Il y a d'autre part, un rapport morphologique étroit entre les œnocytes et les cellules grasses, ces deux catégories d'éléments se mouvant les uns sur les autres. Les cellules grasses présentent une évolution cyclique synchrone de celle des œnocytes et souvent les vacuoles de ces derniers sont plus abondantes dans la région du cytoplasme confinant à une cellule grasse. Il est donc possible qu'il existe une relation fonctionnelle entre ces deux catégories de cellules.

Chez le Doryphore, nous avons pu faire un certain nombre d'observations relatives à ces cellules, qui apporteront quelques faits nouveaux dans l'étude de leur activité physiologique.

Les œnocytes sont très fréquents aux trois premiers âges larvaires ; ce sont des cellules plus ou moins rondes, de 30 à 60 μ . de diamètre, très volumineuses, acidophiles, prenant violemment les colorants tels que l'éosine, la fuchsine acide, et que l'on rencontre surtout dans la partie abdominale et les régions sous-hypodermiques du corps ; le plus souvent les œnocytes sont seuls, mais ils peuvent être groupés par deux ou trois. Leur protoplasme est très dense, et leur noyau volumineux (5 à 10 μ .) renferme quelques mottes chromatiques. Au cours du 4^e âge, les œnocytes disparaissent ou plutôt dégèrent, ne présentant plus aucune affinité pour les colorants et ce n'est que pendant la nymphose qu'on les retrouve. Pendant l'histolyse, certains persistent.

Dans les périodes de mues larvaires, il est fréquent de voir, sur les coupes, une sécrétion semi-liquide extravasée par les œnocytes. Il semblerait donc que ce point confirme l'hypothèse de leur rôle glandulaire. Quant à la nature de cette sécrétion, nous n'en savons encore rien à l'heure actuelle.

Chez l'insecte parfait, après la mue dans le sol, on assiste à une prolifération abondante des œnocytes qui semblent posséder à ce moment une grande activité. Leur forme est, en général, devenue semi-circulaire. Certains œnocytes ont alors 80 à 100 μ . de diamètre et l'on remarque dans leur cytoplasme une ou deux petites vacuoles accolées le plus souvent au noyau.

Chez l'insecte il est également possible de distinguer deux sortes d'œnocytes. Les uns de couleur vive, écarlate, ou rouge vif avec l'éosine, paraissent d'origine imaginale ; les autres, de couleur terne avec teinte violacée en présence d'éosine, auraient une origine larvaire (fig. n° 35).

Les œnocytes semblent dégénérer pendant la phase préhibernale et au cours de l'hibernation leur activité est très réduite. Chez l'insecte printanier leur rôle physiologique paraît être secondaire.

f) Les cellules à urate. — BERLESE (5) HENNEGUY (15) ont constaté l'absence de cellules à urate chez les Coléoptères. BERLESE a pensé que les œnocytes pouvaient, dans certains cas se charger de produits uriques ; il a constaté le fait chez un hyménoptère *Polistes gallica*. PEREZ qui a particulièrement bien étudié la question donne quelques caractères de ces cellules, et, entre autre, montre l'affinité de leur cytoplasme pour les colorants nucléaires, celle-ci étant nulle pour les colorants protoplasmiques. Par là, les cellules à urates se distinguent de toutes les autres cellules de l'insecte.

Dans nos préparations à l'hémalun-éosine, les cellules contenant des urates se sont montrées colorées dans leur ensemble comme des noyaux, elles tranchent en bleu de la façon la plus nette sur les cellules grasses bourrées de granulations éosinophiles. De plus au micro-indigo carmin, elles sont rouges, alors que les inclusions de cellules adipeuses sont vertes. Par une opposition assez remarquable, c'est le suc nucléaire qui a une faible affinité pour les colorants protoplasmiques et les granulations chromatiques se détachent alors en bleu violet sur un fond rose d'éosine.

Ces constatations tendent à montrer que chez le Doryphore, les cellules présentant des urates, correspondent aux œnocytes, si l'on se base sur leurs affinités pour les colorants et sur les inclusions qu'elles contiennent dans leur protoplasma. Nous pensons donc que ce serait une erreur que de les considérer comme de vraies « cellules à urates », selon le sens donné par PEREZ à ce terme.

IV. — VARIATIONS OBSERVÉES DANS LES CORPS DE RÉSERVE A LA SUITE D'ALIMENTATIONS DIFFÉRENTES

Nous avons vu antérieurement que le *S. demissum* agissait sur le Doryphore à la fois par déficience quantitative des alimentations prises journellement et par apport de certains troubles que l'on peut rapprocher de ceux causés par des poisons.

On sait que certains poisons sont susceptibles d'agir sur le métabolisme des graisses. LANZOS (19) constata l'un des premiers ces effets en partant des poisons « nerveux végétatifs » (la Pilocarpine par exemple) et en opérant chez la souris. Les souris injectées ont une diminution des graisses ; WERNEL et IGNATIEW (39) ont signalé des modifications histologiques de tissus de réserve à la suite d'intoxications.

D'autre part nous savons également que le jeûne a des effets marqués sur les cellules graisseuses. Ainsi KUCH et LAZAROVITCH-HREBELJANOVICH (17) ont démontré qu'au cours des jeûnes, les dimensions moyennes des cellules graisseuses diminuent plus lentement que le poids de l'organe graisseux tout entier. KRUMBIEGEL (16) montre la liaison entre l'abondance du tissu adipeux et la durée de la vie de l'insecte (*Drosophile*, Carabe), et en conclut que toute cause d'accélération des consommations du tissu adipeux, tel le jeûne, hâte la mort des insectes.

L'examen de ce qui se passe chez l'insecte nourri sur *S. demissum*, présente donc un intérêt et l'on doit distinguer les actions du jeûne relatif, de celles à attribuer éventuellement à une substance nocive.

Caractères des corps de réserve chez les larves des 2^e et 3^e âge alimentées avec *S. demissum*. — L'étude histologique nous a montré que l'alimentation sur *S. demissum* n'amenait pas de modifications marquées des tissus de réserve qui, d'ailleurs, sont très faibles chez les jeunes larves comme nous l'indiquions plus haut. Si l'on dissèque une larve au bout de 7 à 8 jours d'alimentation sur *S. demissum*, non seulement on constate que la larve n'a pas grandi, ou l'a fait très peu, mais on voit que le tube digestif ne présente pas des filets adipeux comme les larves ayant vécu pendant le même temps sur *S. tuberosum*. Seulement, de place en place, on trouve

appuyés sur l'hypoderme ventral, des petits amas lobuleux, rougeâtres.

L'insecte vivant sur *S. demissum*, bien que s'alimentant peu, ne semble pas utiliser toutes les graisses disponibles dans son corps et il meurt en laissant une grande partie de celles-ci. On se trouve alors en présence de ce que TERROINE (38) appelle la « graisse protoplasmique », élément d'une quantité constante pour un organe, une espèce donnée ou un stade donné. SLOWTZOFF (35) a constaté après la mort par le jeûne chez *Geotrupes*, la présence élevée de ces graisses qui ne sont jamais utilisées.

Caractères des corps de réserve chez les larves du quatrième âge. — Les larves du quatrième âge ayant antérieurement mangé du *S. tuberosum* et mises en présence de *S. demissum*, réagissent de deux manières différentes selon qu'on les prend au début ou à la fin du stade *b* ; nous ne considérerons que les premières, les secondes délaissant l'aliment offert et s'enfouissant prématurément.

Les larves prises au début du stade *b*, ont déjà des réserves adipeuses abondantes, mais toutefois insuffisantes pour la nymphose. Sur *S. demissum* ou en sous-alimentation, les larves perdent du poids d'une manière régulière, la durée du stade s'allonge parfois de 10 à 12 jours, et finalement la mort survient. On a l'impression que ces larves consomment, petit à petit, les réserves qu'elles avaient accumulées jusqu'au jour où étant incapables de s'entretenir uniquement par la sous-alimentation quantitative subie elles meurent. Sur les larves en jeûne total, la mort survient plus tôt, soit au bout de 2 à 3 jours.

Caractères des corps de réserves chez les insectes parfaits d'été et d'automne (1). — Leur étude a été faite sur des insectes parfaits issus de larves alimentées sur *S. tuberosum*, et dès leur sortie du sol, groupés sur des boutures de plantes, abondantes et renouvelées. Les plantes étaient *S. demissum* G. 16 ; les hybrides résistants Mg 9 et E 103 ; les hybrides peu résistants Mg 49 ; *S. tuberosum* (témoin) et *S. edinense*. Un lot était gardé en jeûne.

(1) La mise en train de ces expériences a demandé l'utilisation de 1.200 insectes environ, d'origine connue. Dans l'organisation effectuée pour les insectes de printemps, nous n'avons pu obtenir que 440 couples à jeun. Nous avons pris les insectes ramassés dans la nature à Versailles et que nous avons mis à jeûner 15 jours avant de faire les contaminations par cages de 16 couples. Cette seule partie de l'expérience a nécessité 72 cages et 150 plantes.

Après 10 jours d'alimentation, nous avons fait un premier prélèvement : un deuxième fut effectué 15 jours plus tard, date qui correspondait à la totalité des enfouissements des insectes alimentés avec *S. tuberosum*. L'expérience a été poursuivie jusqu'à ce que le dernier insecte fût enfoui. Les résultats des observations sont consignés dans les tableaux XXXVII et XXXVIII.

TABLEAU XXXVII

Lipides et glucides de réserves chez des insectes d'automne.

Régime des insectes (1)	Teneur en corps gras après alimentation				Teneur en glucides réducteurs	
	de 10 jours		25 jours			
	Lipides totaux	Insapo- nifiables	Lipides totaux	Insapo- nifiables	10 jours	25 jours
	‰	‰	‰	‰	‰/100	‰/100
<i>S. tuberosum</i> (témoin) ...	7,43	1,14	14,99	2,75	2,04	3,22
<i>S. demissum utile</i>	1,72	1,31	5,67	3,71	1,22	1,92
<i>S. demissum xitlense</i>	—	—	5,95	1,97	1,64	2,25
Hybride Mg 9 résistant ..	3,93	1,14	2,17	1,00	1,85	2,45
Hybride E 103 résistant..	—	—	3,26	0,69	1,43	2,33
Hybride Mg 4 peu résis- tant	—	—	12,53	4,82	1,58	1,61
Hybride Mg 49 peu résis- tant	—	—	13,72	8,03	1,83	1,83
<i>S. edinense</i> très attaqué ..	6,76	1,42	14,96	2,50	2,30	3,33
Jeûne	1,26	0,14	insectes morts		1,37	insectes morts

(1) Nous rappelons les origines botaniques des hybrides :

Mg 9 est un hybride *S. demissum Xitlense* × *S. tuberosum* var. Betula.

Mg 4 est un hybride *S. demissum utile* × *S. tuberosum* var. Maibutter.

Mg 49 est un hybride *S. demissum* × *S. tuberosum* var. Mittelsrühe.

E 103 est un hybride de troisième génération envoyé en France sous la désignation (302 × 32) × *S. tuberosum* var. Betula.

Afin de mieux comprendre les liaisons entre ces caractères chimiques et le comportement ou l'état des insectes, nous avons réuni dans le tableau XXXVIII les remarques concernant l'activité et le poids des insectes étudiés.

TABLEAU XXXVIII

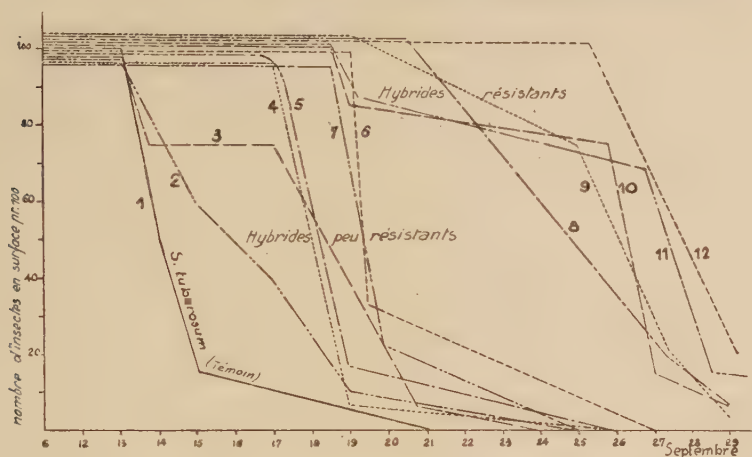
Activité biologique et poids des insectes analysés au tableau XXXVII

Régime des insectes	% insectes vivants après 25 jours d'alimentation	Retard aux enfouissements automnaux par rapport au lot sur <i>S. tuberosum</i>	Poids de 10 individus	
			au bout de 10 jours	au bout de 25 jours
<i>S. tuberosum</i>	90 %	»	1,47 gr.	1,76 gr.
<i>S. demissum utile</i> ou <i>xitlense</i>	60 %	13 jours	1 gr.	1,08 gr.
Hybrides résistants (Mg 9 et E 103)...	50 à 60 %	12 jours	1,38 gr.	1,15 gr.
Hybrides peu résistants (Mg 4 et Mg 49)	80 à 90 %	2 à 4 jours	1,18 gr.	1,55 gr.
Jeûne	0 (après 10 jours il ne restait que 10 % d'individus)	aucun enfouissement	0,88 gr.	tous les individus sont morts

L'examen de ces tableaux met en évidence un certain nombre de points importants.

Les insectes d'été n'arrivent pas, lorsqu'ils sont alimentés sur *S. demissum*, à constituer la somme des réserves précédant normalement leur entrée en hibernation. Les réductions constatées portent sur les lipides totaux, les substances insaponifiables et les sucres réducteurs. Elles sont très importantes, les chiffres obtenus atteignant le tiers ou le quart seulement de ceux donnés par les insectes alimentés sur *S. tuberosum*. Dans les hybrides des deux groupes, ces phénomènes se retrouvent avec une intensité moindre pour les hybrides résistants (BUSNEL) (VIII).

Parallèlement à ces variations biochimiques, on constate : un abaissement du poids moyen des insectes correspondant à la diminution des réserves (1/3 à 1/4) ; un retard à l'enfouissement qui atteint jusqu'à 13 jours, amenant les insectes à subir les rigueurs climatiques d'une saison froide et humide, ce qui contribue à augmenter leur mortalité préhibernale (s'élève de 10 à 40 %). (Voir graphique n° 25).



Graphique 25. — Différences d'époques d'enfouissement d'insectes parfaits alimentés sur les plantes diverses. — Noter le retard des insectes vivant sur le *S. demissum*. Lots de 100 Insectes.

- 1 *S. tuberosum* (témoin).
- 2 *S. edinense*.
- 3-4-5-6-7 Hybrides peu résistants à l'insecte.
- 8-9-10-11 Hybrides résistants à l'insecte.
- 12 *S. demissum*.

L'examen histologique des tissus de réserve des insectes appartenant à ces différents lots est tout à fait significatif. Les insectes sur *S. demissum* et sur les hybrides résistants ont un tissu adipeux gardant l'aspect de celui des insectes alimentés sur *S. tuberosum* pendant les premières journées qui suivent son éclosion.

Sur les hybrides peu résistants, les insectes ont un tissu adipeux plus évolué, emmagasinant des lipides et ayant de nombreuses cellules. Cependant on constate toujours un retard apporté à la mobilisation des substances énergétiques, retard caractérisé par la prolifération des granulations éosinophiles et des mitochondries.

Si le tissu adipeux présente un retard de développement et une déficience quantitative, il faut toutefois noter qu'il n'est pas altéré cytologiquement.

La déficience des matières de réserves préparées à l'automne, peut être en rapport avec la déficience quantitative de l'alimentation prise par les insectes évoluant sur *S. demissum* ; elle peut être également en rapport, pour une part, avec une action nocive directe de la plante sur l'insecte, amenant des troubles dans l'emmagasinement des réserves. Ces points seront examinés ultérieurement en réalisant des essais avec des insectes sous-alimentés.

Caractères des corps de réserves chez les insectes parfaits printaniers. — Les résultats des dosages effectués sur eux, sont consignés dans le tableau XXXIX.

TABLEAU XXXIX

Variations des substances réductrices chez des insectes de printemps selon l'alimentation donnée :

Régime des insectes	Teneur après une vie sur les plantes de		
	10 jours	20 jours	30 jours
	‰	‰	‰
<i>S. tuberosum</i>	3,39	3,45	3,41
<i>S. demissum</i>	1,28	1,30	1,30
<i>S. demissum xillense</i>	2,80	2,15	2,11
Hybrides :			
Mg 7	1,90	1,78	1,74
Mg 31	2,49	2,64	2,66
Jeûne	1,37	1,12	insectes morts
Sous-alimentation en <i>S. tuberosum</i>	1,34	1,26	insectes morts

Nous n'avons pas fait ici une étude biochimique aussi complète que sur les insectes d'automne, parce qu'il ne nous a pas semblé utile, après une première série de dosages, de continuer de noter des chiffres qui dans leur ensemble, rappellent les mêmes phénomènes observés dans la phase préhibernale.

Les caractères de poids de ces insectes sont consignés dans le tableau XL ci-contre et les caractères des organes génitaux reportés à la 6^e partie.

TABLEAU XL

Poids moyens des insectes analysés au tableau XXXIX

Régime des insectes	Délais de pesée		
	10 jours	20 jours	30 jours
<i>S. tuberosum</i>	0,18 mgr	0,188 mgr	0,16 mgr
<i>S. demissum</i>	0,13	0,10	0,12
<i>S. demissum xitlense</i> ...	0,11	0,13	0,12
Hybrides : Mg 7	0,16	0,16	0,16
Mg 31	0,17	0,18	0,16
Jeûne	0,12	0,10	insectes morts
Sous-alimentation en <i>S. tuberosum</i>	0,13	0,10	insectes morts

Les tableaux montrent que les substances énergétiques comme les glucides, restent en très faibles quantités chez les individus vivant sur *S. demissum* et y sont de même importance que celles présentées par les individus en jeûne, ou en sous-alimentation. Un caractère décrit plus loin, l'abaissement de la fécondité, est à rapprocher de ce fait.

Au point de vue histologique, on trouve chez les insectes printaniers une impossibilité de réorganisation des tissus adipeux après l'hiver ; ils n'ont pas de réfection partielle des réserves avant la ponte, comme les insectes vivant sur *S. tuberosum*. Cette aptitude à la réédification paraît toutefois plus différée que détruite, car, si après 20 à 25 jours de vie sur *S. demissum* on donne à des insectes du *S. tuberosum*, petit à petit, pour 50 % de ces insectes, l'appétit revient et l'on assiste à la reconstitution du tissu adipeux.

CONCLUSIONS

Le Doryphore a des teneurs en eau assez constantes à l'état larvaire, avec toutefois tendance vers une certaine déshydratation un peu avant la nymphose. Chez l'imago, les variations sont grandes et à l'hibernation correspond une période de déshydratation temporaire importante (réduction d'un quart du pourcentage d'eau).

Les larves consommant du *S. demissum* ont présenté des abaissements de richesse en eau relativement plus accentués que chez les individus gardés à jeun.

Nos études sur le corps de réserve du Doryphore ont porté sur les lipides et les glucides. Les lipides deviennent rapidement abondants à partir du quatrième âge larvaire, surtout un peu avant la nymphose ; les glucides ont au contraire une teneur s'élevant progressivement pendant toute la vie larvaire.

Avec la nymphose, ces réserves disparaissent presque complètement ; l'insecte parfait sortant de terre en contient 1,8 % mais il en accumule de nouvelles pendant la période préhibernale (jusqu'à 12 ou 15 %). Au printemps il y a chute partielle de la teneur en lipides, puis remontée, et enfin nouvelle baisse commençant avec la période de pontes, puis de sénilité.

Au point de vue histologique, le tissu adipeux se développe surtout au quatrième âge larvaire, les cellules augmentant alors de taille et de nombre. Au voisinage des cellules adipeuses, se trouvent des Oenocytes qui déversent leur sécrétion dans le milieu intérieur au moment des mues.

Avec une alimentation sur *S. demissum*, le corps de réserve ne se forme pas chez la larve du quatrième âge. Chez les insectes parfaits d'été, les réserves préhibernales sont très faibles, à la fois en lipides et en glucides (réduction au quart) et du point de vue histologique, le tissu adipeux présente non des altérations, mais un retard de développement très marqué. Le fait mérite d'être rapproché d'un retard à l'enfouissement automnal des insectes et des mortalités élevées.

Les hybrides résistants donnent des retards moins accusés que ceux rencontrés avec le *S. demissum*, mais sensibles.

Les insectes printaniers vivant sur *S. demissum*, n'arrivent pas à reconstituer leurs tissus de réserve. Toutefois si on les remet par la suite sur *S. tuberosum*, les réserves se reforment lentement ; les effets du *S. demissum* ne sont pas prolongés.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1930. ALBRO (H. T.). — A cytological study of the changes occurring in the oenocytes of *Gallerucella nymphaeae* LINN. during the larval pupal periods of development (*Journ. morphol.*, L, p. 527-567).
2. 1901. ANGLAS (J.). — Quelques caractères essentiels de l'histolyse pendant la métamorphose (*Bull. Soc. Ent. de France*, n° 17).
3. 1912. BABCOCK (S. M.). — (*Ann. Ref. Wisconsin Agric. exp. Stat.*, t. 29, p. 87).
4. 1900. BERLESE (A.). — Intorno alle modificazioni di lacuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora Erythrocephala* (*Bull. Soc. Entomologica Italiana*, Vol. XXXII).
5. — Gli Insetti.
6. 1932. BODENHEIMER (F. S.). — Ueber Regelmässigkeiten im Wachstum der Insekten Das gewichtswachstum (*Arch. f. Ent. Mech.*, CXXVI, p. 554-574).
7. 1935. BOGOJAWLENSKY (K. S.). — Die Morphologie des Kohlenhydratumsatzes bei der Seidenraupe (*Ztschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, t. XXII, pp. 207-212).
8. 1931. DRILHON, (A.). — Études biochimiques sur la métamorphose des Lépidoptères. *Thèse Fac. Sci.*, Paris (Doin éditeurs).
9. 1935. — La réserve alcaline au cours de la métamorphose des Lépidoptères (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXVIII, p. 13).
10. 1934. — Sur le milieu intérieur des Lépidoptères (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXV, p. 1194).
11. 1932. EVANS (A. C.). — Some aspects of chemical changes during Insect metamorphosis (*J. of exper. Biol.*, IX, p. 314-321).
12. 1934. — On the chemical changes associated with metamorphosis in Beetle: *Tenebrio molitor* (*J. of exper. Biol.*, XI, p. 397-401).
13. 1863. FABRE (J. H.). — Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes (*Ann. Sci. Nat. Zoologie*, 6^e série, t. XIX).
14. 1912. FEYTAUD (J.). — Contribution à l'étude du Termite lucifuge (*Arch. Anat. microsc.*, t. XIII, p. 481).
15. 1904. HENNEGUY (F. L.). — Les Insectes (Masson, Paris).
16. 1929. KRUMBIEGEL (J.). — (*Zool. Jahrb. Anat.*, L., p. 111-162).
17. 1935. KUCH (M.) et LAZAROVITCH-HREBELJANOVICH. — Die histologischen Veränderungen der Fettgewebe im Hunger (*Arch. f. exp. Pharm.*, CLXXIX, p. 196-199).
18. 1908. KUMAGAYA et SUTO. — (*Bioch. Zeit.*, VIII, 212-347).
19. 1932. LANCZOS (A.). — Ueber die Wirkung vegetativer Nervengifte auf den Fettstoffwechsel (*Pflüger's Archiv.*, CCXXXI, p. 571-576).
20. 1931. LUDWIG (D.). — Studies on the metamorphosis of the Japanese-Beetle *Popilia Japonica* (*Journ. exp. Zool.*, LX, p. 309-324).
1936. — The effect of dessication on survival and metamorphosis of the Japanese-Beetle *Popilia Japonica* (*Physiol. Zool.*, IX, p. 27-42).

21. 1889. MARCHAL. — L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés (*Mém. Soc. Zol. de France*, vol. III).
22. 1936. MELLANBY (K.). — Humidity and Insect Metabolism (*Nature*, CXXXVIII, p. 524).
23. 1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, supplément VIII, p. 1).
24. 1926. NOEL (R.) et PAILLOT (A.). — Sur le chondriome des cellules péri-cardiales du *B. mori* et *P. brassicae* (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCV, p. 43).
25. 1928. PAILLOT (A.) et NOEL (R.). — Recherches histophysiologiques sur divers tissus de *B. mori* et *P. brassicae* (*Bull. Hist. appliquée*, Lyon).
26. 1936. PAILLOT (A.). — Contribution à l'étude des maladies à ultravirus des insectes (*Ann. des Epiphyties et Phytogénétique*, t. II, fasc. 3).
1937. — Nouvelles recherches sur l'histophysiologie du corps adipeux et des tissus ectodermiques du *B. mori* pendant la mue (*C. R. Acad. Sci.*, t. 205, p. 1095).
27. 1902. PEREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXVII, p. 1095).
28. 1921. PRENANT (A.). — (*Rev. Générale Sci.*, t. 32, p. 581).
29. 1926. POLICARD (A.). — (*Bull. Hist. appl.*, t. 3, p. 60-63).
30. 1928. PORTIER (P.) et DE RORTHAYS (R.). — Sur l'évolution pondérale des chrysalides de Lépidoptères (*C. R. Soc. Biol.*, n° 38, t. XCIX, p. 1954).
31. 1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère : La galéruque de l'Orme (*Arch. Anat. Microsc.*, XII, p. 333).
32. 1926. RUDOLFS (W.). — Studies on chemical changes during the life cycle of the tent caterpillar *Malacosoma americana* (*Journ. New York Ent. Soc.*, t. XXX; *Ent. Soc.*, t. XXXIV, p. 249-330).
33. 1905. SEMICHON (L.). — La formation des réserves dans le corps adipeux des mellifères solitaires (*Bull. Mus. Nat., Paris*, t. X, p. 555).
34. 1930. SLIFER (E. H.). — Insect development. Fatty acids in the grasshopper egg. (*Physiol. Zool.*, III, p. 503-518).
35. 1909. SLOWTZOFF (B.). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Hungerstoffwechsels. Der Hungerstoffwechsel beim Mistkäfer *Geotrupes stercorarius*. (*Bioch. Zeit.*, XIX, III, p. 504-508).
36. 1929. TAHIR-ERTOGRUL. — Recherches histophysiologiques sur la mue du *B. mori* (*Thèse Fac. Méd.*, Lyon).
37. 1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes (*Presses Universitaires de France*, Paris).
38. 1920. TERROINE (E. F.). — Contribution à la connaissance de la Physiologie des substances grasses et lipidiques (*Ann. Sc. Nat. Zol.*, 2^e série, t. IV).
39. 1933. WERNEL (E. M.) et IGNATIEVA (I. P.). — *Ztschr. f. Zellfr. u. mikrosk. Anat.*, XVII, p. 476-504).
40. 1886. WIELOWIEJSKI (H.). — Ueber das Blutgewebe der Insekten, Eine vorläufige Mitteilung (*Zeitschr. f. wissens. Zool.*, Bd. XLIII).
1889. — Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten (*Zool. Anzeiger*, 12. Jahrg.).

SIXIÈME PARTIE

ORGANES GÉNITAUX & FONCTION GÉNITALE

L'anatomie génitale des Coléoptères a été étudiée en détail par BORDAS (2). Parmi les travaux plus récents nous citerons ceux de BRAUER (3), de SCHÄFER (23), de PILAWSKI (20) et de CHUDOBA (4) sur les organes mâles ; de PATERSON (9) sur les ébauches dans les larves des Chrysomélides ; ceux de GALAN (6) et de SCOTT (22) sur les chromosomes ; ceux de VARDE (24) et de MAZIARSKI (15) sur l'ovogénèse.

Une mise au point toute récente de BEER (1) établie sur le *B. mori*, donne les dernières indications bibliographiques concernant le sujet chez les insectes en général.

Pour ce qui est du Doryphore, nous devons rappeler l'étude génétique utilisant les caractères de morphologie externe et publiée par TOWER en 1906 (LVI). WHEELER (LVII) dans un travail d'embryogénie, paru en 1893, s'étend largement sur le développement des cellules sexuelles du Doryphore ; l'étude est ensuite reprise par STEVENS en 1906 (XLI) et par WIEMAN (LVIII) sur *Leptinotarsa signaticollis*. FEYTAUD (XIV) et BRUNETEAU (III) dans leurs études donnent les caractères généraux d'ensemble des organes génitaux.

A. — MÉTHODES D'ÉTUDE

Nous avons procédé par des examens anatomiques et cytologiques, réalisé des élevages pour suivre la ponte et ses variations, en fonction des régimes alimentaires des insectes, de manière à avoir des individus bien connus pour faire les dissections et les fixations.

La technique cytologique suivie a été la même que celle indiquée aux autres chapitres traitant d'histologie.

Plusieurs centaines d'organes ont été fixés et examinés. L'étude du sperme était faite par prélèvement direct à la pince, des testicules, et écrasement de ceux-ci sous lamelle, au microscope, après un montage dans l'hémolymph prélevée par piqûre. C'est l'une des meilleures techniques pour vérifier l'activité des spermatozoïdes. Les observations ont été complétées par des mensurations et des pesées d'organes.

B. — LE SYSTÈME GÉNITAL MALE

1) DESCRIPTION ANATOMIQUE. — Les organes reproducteurs des mâles de Chrysomélides sont remarquables par leur simplicité (BORDAS) (2). Ils comprennent une paire de testicules doubles déversant leurs produits dans deux canaux déférents qui aboutissent au canal éjaculateur.

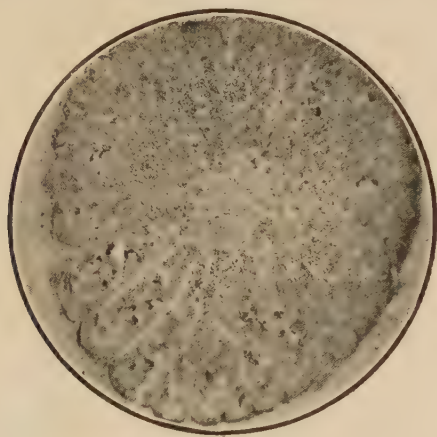
Chez le Doryphore, BRUNETEAU a montré un plan analogue. Les deux paires de testicules sont disposées symétriquement, dorsalement et de part et d'autre de l'intestin postérieur ; ils sont contigus, formant une masse discoïde et aplatie comme une nummulite, avec un contour circulaire et une face inférieure légèrement concave. Chaque testicule pèse environ 2 milligrammes et à 1 à 2 millimètres de diamètre, au moment de l'activité génésique, l'ensemble occupe la presque totalité de la cavité abdominale, et est maintenu en place par de nombreux filaments trachéens envoyant de fines ramifications jusque dans l'intérieur des ampoules spermatiques (Voir fig. n° 37). Celles-ci sont nombreuses, allongées, à région externe élargie et hémisphérique, tandis que l'interne est à peu près cylindrique et va s'ouvrir dans la portion initiale dilatée du canal déférent ; ces ampoules disposées suivant une rangée unique, sont pour chaque testicule au nombre de 20 à 25.

Les canaux déférents du Doryphore sont assez courts et prennent naissance au milieu de la face interne des testicules. Leur extrémité distale est élargie et reçoit les capsules terminales des ampoules spermatiques.

Après sa sortie du testicule, le canal diminue de diamètre, prend une forme à peu près cylindrique et ne tarde pas à s'unir à son congénère, pour former de chaque côté le canal déférent impair. Ce dernier, de couleur blanchâtre, est étroit, peu sinueux et se dilate légè-

rement vers sa partie terminale en constituant ainsi une sorte de réservoir séminal.

Les *glandes accessoires* sont paires et constituées par deux tubes sinueux blanchâtres, à parois transparentes et plissées. Elles con-



Coupe transversale d'un testicule montrant son cloisonnement radié.
Ocul. $2 \times$ Obj. 10 ; Siebert.

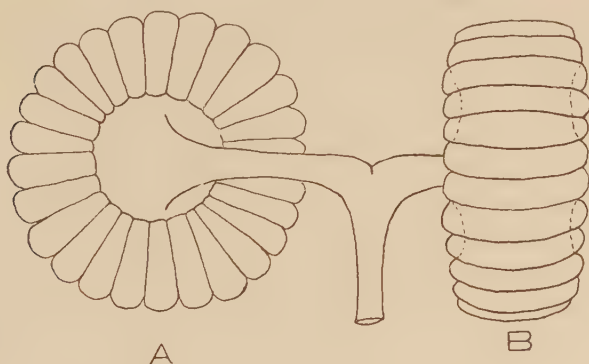


Schéma d'une paire de testicules.

A Vue de face.
B Vue de profil.

Figure 37.

servent pendant tout leur trajet, à peu près le même diamètre et vont se fusionner avec le canal déférent.

Les deux canaux déférents se réunissent en un *canal éjaculateur*

unique qui présente à lui seul une longueur double de celle des canaux déférents réunis. Ce tube présente dans une courbure un aspect mince et filiforme, et dans une seconde un diamètre double. Enfin, le conduit se rétrécit peu à peu vers sa région postérieure, revient à ses dimensions primitives et pénètre dans l'axe de l'armure génitale.

L'armure génitale mâle est simple ; elle comprend deux pièces principales : la tige ou lamelle basilaire, et le pénis. La première de ces pièces est constituée par une lamelle grêle, bifide, dont les deux branches situées au-dessous de l'étui pénial, sont dirigées en avant. Le sommet légèrement élargi et émoussé, passe au-dessus de l'extrémité postérieure de l'étui pénial. De nombreux muscles attachés aux tigelles latérales, servent à maintenir la pièce dans une position fixe et à la rattacher à la face inférieure du pénis.

Le pénis est constitué par un tube à peu près cylindrique, recourbé dans un plan vertical et présentant à son extrémité postérieure, une échancrure ovoïde, en avant de laquelle existe l'orifice génital mâle. Le pénis présente de chaque côté de cette échancrure un petit organe chitineux qui se recourbe comme une corne, obliquement sur la face convexe.

2) HISTOLOGIE DES ORGANES GÉNITAUX MALES. — Une section faite dans les *testicules*, perpendiculairement au canal déférent, c'est-à-dire parallèlement aux deux faces supérieures ou inférieures, montre la disposition des ampoules ou utricules spermatiques et vient confirmer les indications données par la dissection. Les diverses capsules spermatiques dont se compose chaque testicule sont disposées radialement et allant converger vers la région centrale de l'organe, à l'extrémité dilatée du canal déférent (Voir fig. n° 37).

Chaque glande est entourée d'une membrane péritonéale externe, peu épaisse, constituée extérieurement par quelques fibrilles musculaires, et à l'intérieur par des fibres conjonctives, présentant çà et là des lacunes donnant à la membrane une apparence réticulée. Sur les coupes on rencontre fréquemment des sections de tubes trachéens.

Les ampoules spermatiques, nettement séparées les unes des autres par des cloisons assez minces, ont leurs extrémités externes élargies et convexes, tandis que les internes s'ouvrent dans le réservoir central en passant par un pied aminci et cylindrique. Les unes affectent la forme d'un cône à sommet tronqué, les autres celle d'une massue. Leur cavité interne est remplie d'innombrables faisceaux de

spermatozoïdes dont certains se présentant de profil apparaissent sous forme de paquets filamenteux. Les spermatozoïdes rencontrés sont à tous les stades de leur évolution.

Le canal déférent présente trois assises : une membrane externe péritonéale mince ; une assise musculaire avec deux types de fibres, les fibres circulaires étant les plus nombreuses ; un épithélium interne constitué par des cellules cubiques aplaties, à gros noyau central granuleux, et reposant sur une membrane basilaire très ténue.

Sa structure histologique varie un peu au fur et à mesure qu'il s'éloigne du testicule. C'est ainsi qu'à un millimètre environ de son point d'origine, l'épithélium se modifie sensiblement et se compose de cellules cylindriques allongées et à noyau ovale localisé principale-

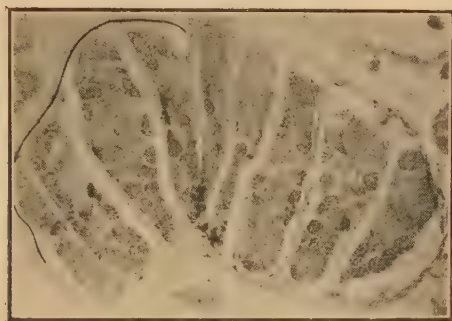


Figure 38. — Testicule de l'imago jeune. Remarquer le cloisonnement en ampoules.

Ocul. 6 × Obj. 10 ; Siebert.

ment vers la moitié externe de l'élément. Le contenu cellulaire est clair à la face interne, tandis qu'il présente de nombreuses granulations dans la région périnucléaire.

Le canal déférent est rempli, dès son origine, de spermatozoïdes, ceux-ci étant isolés et disposés en tous sens. Indépendamment des produits fécondateurs, il renferme un liquide hyalin ayant une réaction colorimétrique acide.

Le conduit éjaculateur possède à peu près la même structure histologique sur tout son parcours. La partie élargie n'est due qu'à l'accroissement des parois du tube et de la tunique musculaire circulaire qui offre alors de 6 à 7 assises.

L'assise épithéliale repose sur une membrane basilaire mince et contient des cellules dont le cytoplasme est granuleux, puis fibrillaire

au voisinage de l'intima qui borde la lumière. Celle-ci est assez étroite.

Les ébauches génitales larvaires ne sont aisément distinguables par dissection que sur des larves du 4^e âge. Elles sont logées dans la cavité

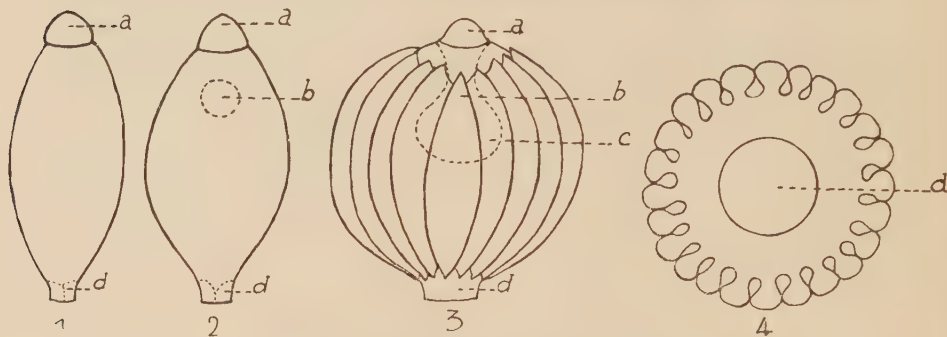


Figure 39. — Différents aspects du testicule au cours du développement larvaire et nymphal.

1 Larve du 3^e âge ; 2 Larve du 4^e âge ; 3 Nymphé ; 4 Coupe dans le testicule de nymphé.

- a) Terminaison des cellules épithéliales.
- b) Cellules dégénérées.
- c) Zone de dégénérescence.
- d) Conduit des canaux déférents.

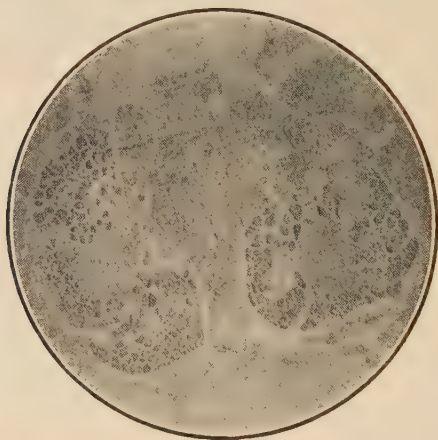


Figure 40. — Coupe transversale d'une paire de testicules larvaires (L4)
Ocul. 12 × Obj. 40 ; Siebert.

abdominale, au niveau des boucles de l'intestin moyen, et soutenues par des trachées au sein du tissu adipeux. On peut les extraire et les examiner facilement. La larve mâle ne possède aucun caractère

sexuel secondaire susceptible de la faire reconnaître d'une larve femelle (Voir fig. n° 34 d).

Dans les premiers stades larvaires on peut voir les ébauches génitales sur des coupes passant par les masses adipeuses de l'abdomen; elles consistent en petits amas cellulaires groupées autour d'une cellule germinale simple, en cystes, selon un dispositif classique chez les insectes. Au cours de la croissance larvaire, ces groupements cellulaires augmentent, puis deviennent ovoïdes avec le 4^e âge. Au moment de la nymphose, les testicules ont 1 millimètre de diamètre. Pendant la nymphose, leur croissance continue jusqu'à la formation des utricules radiaires. (Voir fig. n° 39 et 40).

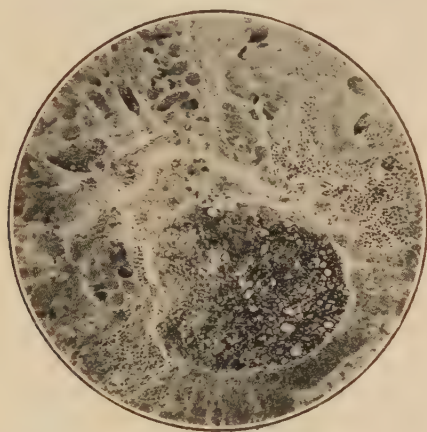


Figure 41. — Zone de dégénérescence testiculaire, dans la phase printanière.
Ocul. 6 × Obj. 40 ; Siebert.

3) ÉTUDE CYTOLOGIQUE DU TESTICULE. — L'examen des coupes nous a montré que la multiplication des cellules primordiales se fait dans les premiers stades larvaires, par division directe. Cette période est de très courte durée : par la suite la multiplication des cellules des cystes continue par mitose en fuseau et la division directe ne se rencontre plus. Dans cette division des premiers stades, deux points importants sont à retenir : d'une part, la membrane nucléaire reste intacte ; d'autre part, on distingue une zone claire, non colorée autour de chaque nucléole chromatique.

On rencontre à tous les stades de la formation du testicule et chez le testicule adulte, une zone de dégénérescence dont les dimensions

vont en croissant. Le processus commence avec l'accumulation des cellules épithéliales dans le centre du testicule chez la larve, puis en avant du canal déférent chez l'adulte. Les cellules en dégénérescence se fragmentent et produisent des amas informes, irréguliers, qui se teignent fortement avec les colorants basiques. Chez l'adulte on a une véritable masse, qui affecte la forme d'un disque convexe et se sépare nettement des tissus l'entourant. D'après WIEMAN (LVIII) on peut considérer ces amas cellulaires comme des réserves nutritives pour les spermatozoïdes et les cellules germinales au cours de leur maturation (Voir fig. n° 41).

Multiplication des cellules sexuelles par division directe.

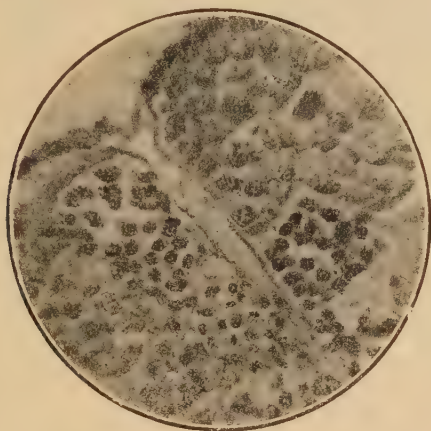
— D'après les travaux de MANN (14) et de LYON (13), on pense généralement que les périodes de multiplications des cellules germinales par voie directe, sont en rapport avec des influences extérieures, produisant une fluctuation périodique dans l'apport nutritif aux cellules, ce qui amène ainsi un stimulus, déterminant une division cellulaire rapide.

Spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes. — L'observation cytologique chez le *L. decemlineata* est extrêmement difficile. STEVENS et WIEMAN qui les premiers ont examiné cet insecte, n'ont pu se mettre d'accord car, malgré leur technique, les figures sont extrêmement touffues et pratiquement il est impossible de lire certains aspects de la caryocinèse. STEVENS trouve 36 chromosomes chez le *L. decemlineata* ; WIEMAN, sur *L. signaticollis*, en trouve 34.

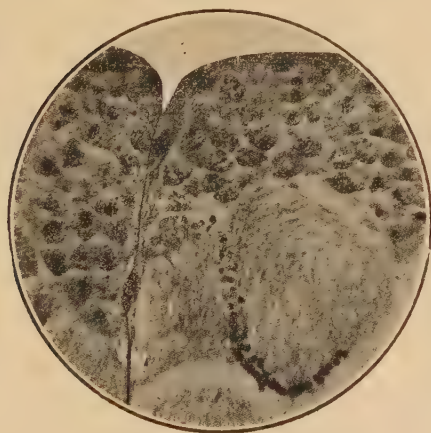
Les spermatogonies qui résultent de la multiplication des cellules génitales primordiales et forment la « zone germinative » du testicule, se trouvent sur le bord des ampoules dans le testicule au repos pendant l'hibernation, et à l'intérieur du testicule chez l'insecte en activité génésique printanière.

Ce sont des cellules ayant 2 à 3 μ . de diamètre, dont le protoplasme finement ponctué de chromatine est très réduit. Le noyau de 1 à 2 μ ., présente au repos des granules de chromatine éparses sur un réseau sans qu'il soit possible de distinguer de nucléoles. Pendant la mitose les figures ont un aspect identique à celui signalé par BRAUER (3) sur *Bruchus*. Les granulations vont d'abord s'organiser et former des chondriocontes flexueux ; ensuite la membrane du noyau disparaît.

Au cours de la prophase, les chromosomes sont extrêmement serrés, forment un amas non lisible, la plaque équatoriale étant très épaisse.



Cystes de division spermatogoniale.
Immersion : Ocul. 12 × Obj. 190 ; Siebert.



Cystes testiculaire au stade Spermatocyte II.
Immersion : Ocul. 12 × Obj. 100 ; Siebert.

Figure 42.

On distingue facilement un fuseau avec deux centrioles (Voir fig. n° 42).

Au cours des divisions, et avec le temps, ces cellules grossissent,

passent de 3 à 5 μ , et au stade qui précède la première division spermatogoniale, le noyau a 5 μ , la cellule 10 μ .

Le spermatocyte de premier ordre à l'état de repos a 5 à 7 μ avec un noyau de 6 μ , très volumineux, peu colorable, présentant une fine ponctuation de chromatine. Il est difficile de distinguer le nucléole qui n'a pas beaucoup d'affinité pour les colorants. Peu après une phase de repos, on assiste à la formation d'un spirème dont on ne distingue que les condensations de chromatine sur le pourtour de la cellule, qui s'orientent en anses ; on n'en voit que quelques épaissements. On observe ensuite les chromosomes bivalents en bâtonnets à massues, plus ou moins accolés. Il est impossible de les distinguer les uns des autres, tellement ils sont condensés. En dehors de l'amas chromosomien, on distingue un gros point : le chromosome X. Celui-ci ne se divise pas, il va dans un seul des spermatocytes secondaires formé (Voir fig. n° 43).

Il n'y a qu'un temps de repos très court entre les spermatocytes 1 et 2 ; ces derniers ont de 5 à 7 μ , avec condensations de chromatine exactement les mêmes que dans les spermatocytes I, mais difficilement lisibles. Les blocs chromatiques sont cependant plus gros et moins nombreux. Leur division est très claire et l'on voit l'hétérochromosome se diviser tout en gardant son aspect ponctué. Dans les spermatocytes qui n'ont pas le chromosome X il n'y a que les autosomes.

Les spermatocytes de premier et de deuxième ordre et toutes les figures de maturation se rencontrent en grand nombre dans les testicules en activité. Ils sont réunis en amas par cystes d'éléments, tous au même stade et sont séparés par des ramifications des cellules épithéliales intracapsulaires.

La spermatide jeune qui vient ensuite a un noyau de 2 à 3 μ de diamètre dans lequel la chromatine forme des blocs irréguliers épars dans le nucléole. Il y a bientôt condensation et réduction du nucléus, avec disparition partielle du cytoplasme.

La spermatide âgée, a une tête allongée, présente un cytoplasme très peu dense, avec une coloration claire autour de la tête et un flagelle devenant allongé (30 μ).

Le spermatozoïde qui se trouve enfin formé présente une tête en bâtonnet de 5 à 7 μ , et un flagelle très fin, dix fois plus long (40 à 50 μ). Dans un même cyste toutes les têtes des spermatozoïdes sont accolées en brosse (large de 20 μ) avec une queue touffue formée par les

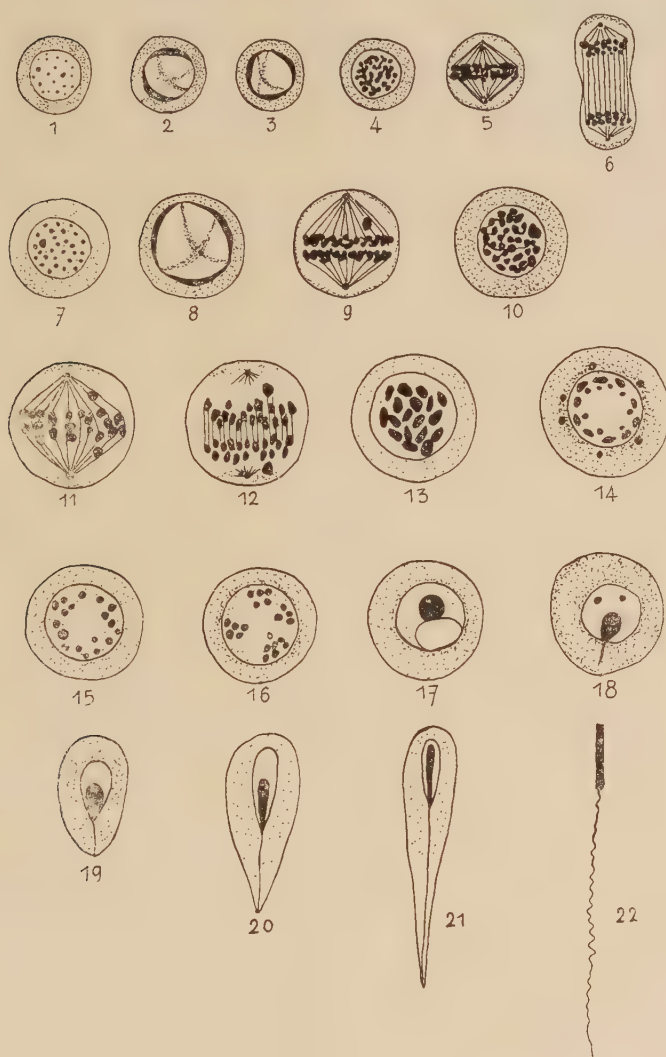


Figure 43. — Différentes images de la spermatogénèse.

Les différents stades : 1 à 6 Spermatogonies.
 7 à 10 Spermatocyte I.
 11 à 13 Spermatocyte II.
 14 à 16 Spermatide jeune.
 16 à 19 Spermatide âgée.
 20 à 22 Spermatozoïde.

flagelles. La dissociation n'a lieu qu'au bord proximal du canal déférent (Voir fig. n° 43).

C. — LE SYSTÈME GÉNITAL FEMELLE

1. DESCRIPTION ANATOMIQUE. — Les organes adultes femelles du Doryphore, comprennent un vagin médian, avec un oviducte ayant la forme d'un canal sur lequel se greffe de chaque côté un tube distal. A la fin de chacun de ces tubes, sont attachés 40 à 45 ovarioles tubulaires du type commun rencontré chez les Chrysomélides.

Les ovarioles sont des filaments très fins chez la femelle vierge et ils prennent l'aspect des chapelets jaunâtres au fur et à mesure que les œufs se développent. On peut rencontrer 5 à 10 ovules par gaine, à tous les stades d'évolution.

Chez la femelle fécondée les deux ovaires envahissent tout l'abdomen et le distendent considérablement. Celui-ci fait même saillie sous les élytres et déborde largement. Les ovaires sont enveloppés dans une membrane fine qui est rattachée au niveau du mésothorax, au voisinage du vaisseau dorsal. Au moment de la ponte, la masse des ovaires, chez une femelle, est d'environ 100 milligrammes.

Sur l'oviducte, vient déboucher un canal séminal qui présente un réceptacle ou spermathèque, chitineux, en forme de croissant. Le canal séminal reçoit également une glande annexe du type histologique signalé chez le mâle.

Ces organes sont accolés au rectum dans la partie postérieure de l'abdomen, par les muscles et les graisses sous-jacentes qui abondent à ce niveau.

2. HISTOLOGIE DES ORGANES GÉNITAUX FEMELLES. — L'ovariole de l'insecte parfait a un diamètre de 75 μ . à sa partie terminale ; les cellules vitellogène atteignent 5 à 7 μ . et l'ovule proprement dit 10 à 20 μ . de diamètre, avec un noyau clair de 7 μ . Les cellules épithéliales en colonnes atteignent 5 à 7 μ . de haut.

L'étude histologique des ovarioles permet de distinguer trois régions dans chaque tube :

1. Une enveloppe membraneuse formée de petites cellules.
2. La chambre ovulaire dans laquelle l'ovule va effectuer son premier développement.

3. Le fil terminal dilaté à sa base et formant un prolongement qui va se souder avec tous les autres fils des ovarioles pour s'attacher au thorax (Voir fig. n^o 44).

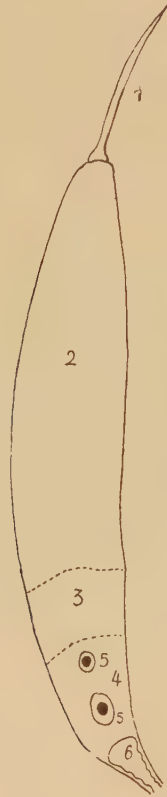


Figure 44. — Coupe longitudinale au travers d'une ovariole ; les différentes zones.

1. Fil terminal.
2. Zone des cellules nutritives.
3. Zone des cellules germinatives (jeunes ovocytes).
4. Ovariole proprement dit.
5. Ovule.
6. Oviducte.

L'examen de la chambre ovulaire révèle trois types de cellules différentes :

- a) Les ovules que l'on rencontre dans la partie la plus basse ;
- b) Les cellules vitellogènes occupant la partie distale sur les $\frac{7}{8}$ de la chambre ;

c) Les cellules épithéliales intercalées entre les deux groupes.

C'est l'étude de la larve qui sera la plus significative pour la recherche détaillée du processus de la formation des ovarioles. Aux premiers âges larvaires il faudra faire des coupes sériées totales dans l'abdomen, car les organes génitaux ne sont pas très développés ; au 4^e âge larvaire on peut procéder par prélèvements directs des ovaires.

Dans la région de la chambre ovulaire, on distinguera des grandes cellules épithéliales, dont le cytoplasme se colore fortement et dont le noyau est bourré de chromatine en fine ponctuation ; de petites cellules épithéliales plus pâles, garnissant la chambre jusque dans le fil terminal. Vers le sommet de celui-ci on rencontre une cellule plus grosse, du type de VERNON. L'enveloppe de l'ovariole est constituée de cellules hautes en forme de colonnes.

La membrane enveloppante de l'ovariole est en cours de formation chez les larves ; elle est représentée par quelques petites cellules épithéliales aplaties sur les côtés du tube. Sous cette enveloppe on peut distinguer une *tunica propria*.

Au dernier âge larvaire et d'une manière similaire à celle, vue dans le testicule, la division des cellules se fait par voie directe ; on distingue également autour des noyaux un espace non colorable. Les cellules en division sont plus colorables et ont une affinité plus grande pour les colorants basiques.

Chez la nymphe il y a une augmentation considérable des cellules de l'ovariole et les multiplications sont faites, à ce stade, uniquement par voie indirecte.

Les grandes cellules épithéliales, appelées encore germinales, ont une coloration montrant une structure réticulaire à leur partie inférieure. C'est la première indication de la différenciation en cellules sexuelles et en cellules nutritives.

Après leur différenciation, les cellules germinales se multiplient rapidement. Ces divisions réduisent le cytoplasme des cellules et les dernières mitoses marquent la fin de la formation de l'oogonie. C'est dans cette première période de division que l'on rencontre parfois des fuseaux cynétiques tripolaires, ainsi que des fuseaux de grandeur anormale atteignant 10 μ . L'oogonie ne présente plus alors qu'un noyau et un cytoplasme très réduit et peu colorable.

Quand les oogonies entrent dans leur période de croissance, elles descendent dans la région basse de l'ovariole ; leur cytoplasme se développe ; il prend une apparence granuleuse et se colore plus pro-

fondément. Le contenu du noyau passe du spirème défini à un amas chromatique ponctué avec quelques mottes plus importantes. On peut constater facilement la présence de courants de digestion au profit de l'ovule, par les cellules vitellogènes.

Chez l'insecte parfait, à certains moments, des cellules épithéliales s'hypertrophient, se multiplient par cynèse et se transforment fréquemment en cellules vitellogènes. On rencontre parmi les cellules vitellogènes occupant les gaines, certains amas basiques qui, à l'analyse, se révèlent être des débris cellulaires. Ils correspondent à la

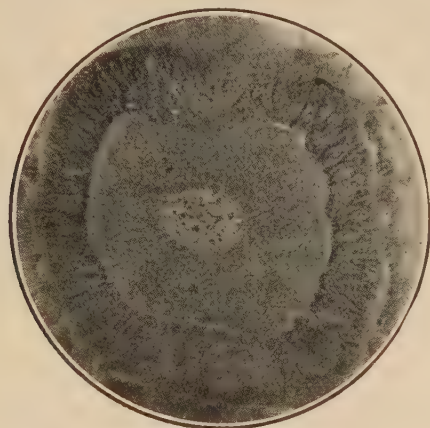


Figure 45. — Jeune ovule.
Immersion ; Ocul. 12 × Obj. 100 ; Siebert.

zone de dégénérescence reconnue déjà dans les testicules. Cette dégénérescence produit des amas chromatiques qui se logent entre les masses centrales des ovarioles.

D. — REMARQUES SUR LA FONCTION GÉNITALE DU DORYPHORE

Rappelons pour mémoire que les accouplements des insectes peuvent avoir lieu dès l'automne, mais se produisent surtout au printemps. Pour leur étude, nous renvoyons aux travaux détaillés publiés par FEYTAUD sur ce sujet (xvi).

En ce qui concerne la ponte, une femelle pond en moyenne 6 à 800

œufs en deux mois, avec parfois des chiffres beaucoup plus élevés (FEYTAUD XIX).

Une femelle fécondée à l'automne peut pondre des œufs féconds sans nouvel accouplement au printemps. Cependant, nous avons trouvé que le pourcentage des éclosions est alors plus faible. Si l'on examine en hiver le spermathèque d'une femelle, on y trouve, en général, des spermatozoïdes vivants.

Les femelles non fécondées peuvent pondre 6 à 8 jours après leur éclosion (FEYTAUD), mais les œufs n'éclosent pas, ce qui indique qu'il n'y a pas de parthénogénèse. Ces pontes peuvent être assez abondantes ; chez certaines femelles vierges, elles atteignent 50 à 60 œufs, en plusieurs fois.

Les conditions de milieu réglant l'abondance des pontes sont surtout, d'après TROUVELOT, la température, l'abondance de l'alimentation et l'état végétatif des plantes offertes ; nous renvoyons aux études de cet auteur pour les détails sur ce sujet.

E. — INFLUENCE DE L'ALIMENTATION AVEC *S. DEMISSUM* SUR LA FONCTION GÉNITALE DU DORYPHORE

TROUVELOT et GRISON (XLVI) ont montré comment les insectes vivant sur *S. demissum* et ne consommant que cette plante voyaient leur fécondité baisser et même devenir nulle. Nous nous sommes proposés de reprendre ces observations afin de les faire simultanément avec l'examen des organes génitaux des insectes. Le travail a été réalisé en 1938, à Versailles, en isolant sous cages, sur des plantes variées, des couples printaniers (16 par forme végétale). Ces couples étaient suivis journellement au point de vue alimentation, activité, poids et pontes, et à intervalles de temps réguliers, on en prélevait certains pour l'examen de leurs organes génitaux. Les pontes ont été suivies individuellement. L'essai dura 40 jours. Chaque insecte prélevé fut disséqué sous le binoculaire, et nous avons examiné ses organes génitaux (état des spermatozoïdes, histologie).

Les études ont été effectuées sur les 112 couples suivis journellement, et nous résumons ci-après les observations essentielles :

FÉCONDITÉ DES INSECTES VIVANT SUR *S. demissum*. — Les nombres

d'œufs pondus par quatre couples suivis pendant 40 jours sont indiqués dans le Tableau XLI :

TABLEAU XLI
Variations de fécondité d'insectes printaniers en
fonction de leur alimentation

Régime alimentaire	Nombre des pontes	Nombre des œufs	Nombre moyen d'œufs par ponte
<i>S. tuberosum</i>	33	1264	38
<i>S. demissum</i> G I	7	77	11
<i>S. demissum</i> G 20.....	6	112	18
Hybride Mg 49 (résistant)	4	94	23
Hybride Mg 31 (peu résistant)	23	662	28
Sous-alimentation en <i>S. tuberosum</i> .	0	0	0
Jeûne	0	0	0

Ce tableau montre qu'à partir du moment où il y a une vie exclusive sur *S. demissum* (les insectes récoltés dans la nature avaient mangé un peu de *S. tuberosum* avant l'expérience), il y a chez le Doryphore une réduction de fécondité de 90 % en moyenne.

Les propriétés du *S. demissum*, vis-à-vis de la ponte, se rencontrent partiellement dans les hybrides résistants, lesquels amènent une réduction de fécondité atteignant 50 et 80 %.

Si l'on reprend cette même expérience avec des insectes parfaits résultant de la première génération larvaire (insectes d'été), on n'obtient aucune ponte avec les couples mis sur le *S. demissum* ou sur les hybrides résistants ; l'action des plantes apparaît plus forte sur des insectes jeunes, c'est-à-dire sur des insectes qui n'ont aucune réserve de lipides.

CARACTÈRES ANATOMIQUES DES ORGANES GÉNITAUX. — Divers

auteurs ont déjà signalé des troubles de la fonction génitale en fonction de l'alimentation ; ce sont, en particulier : KOPEC (10) qui a montré comment l'inanition gêne le développement et modifie la



Figure 46. — Variation de volume abdominal, avec l'alimentation.

En haut : Femelle ayant vécu 40 jours sur *S. demissum* ; cet insecte pesait à sa sortie du sol, au printemps, 216 mmgr. ; il pèse maintenant 170 mmgr. Noter l'aspect étriqué et aplati de son abdomen.

En bas : Femelle ayant vécu 40 jours sur *S. tuberosum* ; cet insecte pesait à sa sortie du sol, au printemps, 216 mmgr. ; il pèse maintenant 254 mmgr. Il a pondu 240 œufs. Noter l'aspect rebondi de son abdomen, dont les parties souples distendues, débordent largement le cadre de l'exosquelette.

durée de vie des insectes ; il a constaté chez de nombreuses espèces diverses altérations sexuelles au cours du jeûne et observé la baisse

de ponte des adultes ; GAUSE (7) sur *Drosophila* détermina le premier que les dimensions des ovaires et la grosseur des œufs émis sont directement proportionnelles à l'alimentation ; HODGE (9) a montré sur *Melanoplus*, ainsi que LANDI (12) sur *B. mori*, toute l'influence de l'alimentation et de la qualité du végétal sur le développement et la croissance des insectes. LANDI a signalé notamment des variations de fécondité de *B. mori* selon les variétés de mûrier dont le feuillage était offert aux chenilles.

L'examen du tableau XLI montre que les insectes sur *S. demissum*, pondent plus que ceux sous-alimentés en *S. tuberosum* à quantité

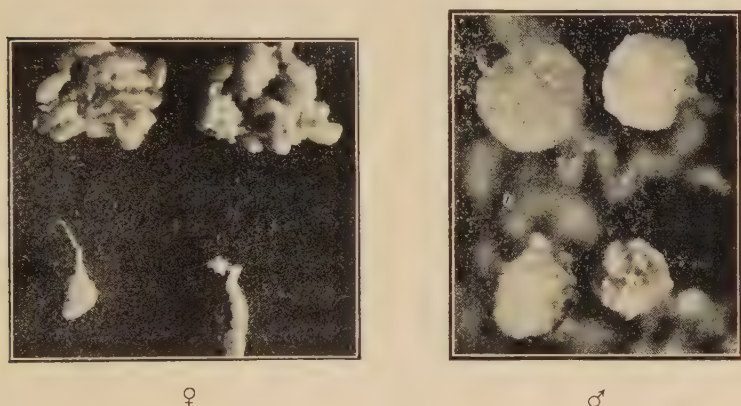


Figure 47. — Réduction des organes génitaux des insectes alimentés sur *S. demissum*.

A gauche : Ovaires des femelles de la figure n° 46

En haut : Ovaires de la femelle témoin : poids 39 mmgr. 9, et 54 mmgr. 3.

En bas : Ovaires de la femelle sur *S. demissum* : poids 1 mmgr. 5 et 1 mmgr.

A droite : Testicules.

En haut : Testicules d'un mâle témoin : poids 2 mmgr. 5.

En bas : Testicules d'un mâle sur *S. demissum* : poids 1 mmgr.

égale de nourriture prise. De plus, ces insectes sont souvent immobiles, contrairement à ceux qui sont sous-alimentés, et ils vivent plus longtemps (50 jours contre 25). A côté d'une influence quantitative il y a une influence qualitative de l'aliment, mais l'influence du premier facteur paraît être la plus importante sur la réduction des pontes.

Les mâles ne présentent pas de variations externes visibles liées au régime, mais offrent des différences internes. Les testicules des individus alimentés sur *S. tuberosum* pèsent 2 milligrammes 5 par paire et sont gras, turgescents, blancs et opaques, alors que ceux des

insectes alimentés sur *S. demissum* ne pèsent que 1,5 mmgr., ont une taille réduite de moitié, sont flasques et translucides (Voir fig. n° 47).

Au point de vue poids, on note que des femelles ayant même poids au départ (216 mmgr.) après 40 jours de vie, l'une sur *S. tuberosum*, l'autre sur *S. demissum*, avaient comme poids respectifs 254 mmgr. et 170 mmgr. Anatomiquement, la première a l'abdomen gonflé et dilaté, avec les ovaires remplis par de nombreux ovules pesant 94 mmgr. 2 au total ($39,9 + 54,3$), la seconde a les viscères aplaties, avec les ovaires réduits, pesant au total 2 mmgr. 5 ($1,5 + 1$) et les ovarioles des plus réduites (Voir fig. n° 47).

Les mêmes faits ont été retrouvés chez de nombreux insectes disséqués. Les volumes des ovaires se montraient d'autant plus réduits que la plante offerte était plus résistante.

CARACTÈRES CYTOLOGIQUES DES ORGANES GÉNITAUX DES INSECTES PRINTANIERs VIVANT SUR *S. demissum*. — L'examen cytologique montre tout d'abord qu'il ne paraît pas y avoir d'altération ou de modification cellulaire concernant la spermatogénèse ou l'ovogénèse ; les mitoses et les cellules sont normales ; les chromosomes paraissent normaux.

Les spermatozoïdes sont vivants, très agiles et apparaissaient normaux dans tous les cas où nous les avons examinés (insectes ayant vécu au printemps jusqu'à 40 jours sur *S. demissum*). La réduction du volume du testicule vient de la disparition des cellules adipeuses dont la place est seulement occupée par des filaments interstitiels. Un point remarquable est la disparition de la zone germinative et l'arrêt de la spermatogénèse initiale. Les cystes spermatogoniaux ne s'observent plus ; on ne rencontre, le plus souvent, que des spermatocytes du 2^e ordre, dont le nombre va en diminuant avec l'âge, si bien que chez les mâles, après 40 jours d'essais, on ne trouve plus que des spermatides (Voir fig. n° 48).

Somme toute, le testicule devient un organe qui continue à vivre sans se renouveler. Il ne contient que des spermatozoïdes mûrs, alors que chez les insectes de même âge continuant à manger du *S. tuberosum*, ceux-ci sont complétés par tous les stades jeunes. Il est possible que si la vie sur *S. demissum* était prolongée à 60 ou 70 jours (mais les mâles meurent avant) on puisse rencontrer des testicules

complètement vidés de leurs produits et que la stérilité soit devenue totale.

Dans les organes génitaux femelles, les ovules paraissent normaux ; toutefois, l'activité de la chambre terminale est réduite ou arrêtée et, point important, la formation des cellules vitellogènes cesse. Chez certaines femelles ayant vécu plus de 40 jours sur *S. demissum*, les ovarioles contiennent des ovules intacts mais n'ont plus que des débris vitellogènes montrant des traces de digestion. Dans l'ensemble, on peut dire que le processus génital femelle est ralenti et souvent arrêté.



Figure 48. — Coupe dans un testicule d'insecte ayant vécu 40 jours sur *S. demissum* ; noter la présence exclusive de stades spermatogoniaux avancés.
Ocul. 10 × Obj. 40 ; Siebert.

Chez les larves, la vie sur *S. demissum* amène des modifications des organes génitaux, à condition que cette vie soit assez longue (10 à 15 jours), particularité que l'on ne peut obtenir que par des élevages en laboratoire. En partant de larves du 2^e âge, nous avons obtenu des larves du 4^e âge dont les testicules avaient une taille très réduite indiquant que cet organe ne s'était pas développé, les cystes ne se multipliant plus et l'évolution paraissant arrêtée. Chez les femelles les ovarioles sont à peine développées et on n'observe pas d'évolution.

REMARQUES SUR L'ACTION DU *S. demissum*. — A notre regret, il ne nous a pas été possible de faire des études sur les insectes sous-ali-

mentés afin de discriminer mieux les influences propres au *S. demissum*, de celles en rapport avec des déficiences alimentaires quantitatives. Dans nos conditions d'élevage, ces insectes témoins, beaucoup plus agités que les individus mis sur *S. demissum*, mouraient rapidement. Toutefois, certaines remarques peuvent être effectuées dès à présent.

Il y a une action totale, nette, de la plante sur le développement génital de l'insecte printanier. Pour savoir si cette action est temporaire ou garde des effets durables, après 20 jours d'une alimentation déterminée, on a changé les insectes de plantes, ceux élevés sur *S. demissum* venant sur *S. tuberosum* et réciproquement.

L'expérience a montré que les couples ayant vécu 20 jours sur *S. tuberosum*, et donné alors une moyenne par couple de 3 pontes de 92 œufs, passant après ce délai sur *S. demissum*, ne pondaient plus. Les couples ayant vécu 20 jours sur *S. demissum*, puis passant sur *S. tuberosum*, ne reprennent pas leur ponte, même après un délai de 20 jours d'alimentation assez abondante sur cette plante. Comme les couples témoins ayant vécu sur *S. tuberosum* ont donné, en 40 jours, une moyenne de 7 pontes (220 œufs) on peut en déduire que la vie sur *S. demissum* a troublé l'insecte d'une manière assez durable, et suffisamment intense pour que celui-ci ne puisse plus reprendre une activité génitale normale, même s'il est mis en présence d'un aliment favorable. Il eût été intéressant d'avoir un essaianalogue en plaçant des insectes gardés 20 jours en sous-alimentation ou à jeun sur *S. tuberosum*, malheureusement ceux-ci ont péri rapidement dans nos essais.

L'examen des courbes de poids montre que les insectes transportés de *S. demissum* sur *S. tuberosum* reprennent rapidement du poids. Malgré cet accroissement, 20 jours d'alimentation n'ont pas suffi dans les conditions de nos essais, pour les remettre en état de pondre.

L'examen histologique de ces insectes alimentés sur *S. tuberosum*, après un passage sur *S. demissum*, montre que le mécanisme de l'évolution génitale avait repris, les ovules apparaissant nombreux et les cellules vitellogènes plus abondantes. Chez les mâles, les cellules des stades jeunes réapparaissent et la physiologie des insectes tendait à nouveau vers la normale, mais après de longs délais de convalescence.

Une autre remarque a été faite en suivant les éclosions d'œufs venant d'insectes mangeant du *S. demissum*.

Un insecte printanier ayant vécu un peu sur *S. tuberosum* est placé sur *S. demissum* ; les toutes premières pontes qu'il dépose nous ont donné des larves dans la même proportion que les pontes provenant d'individus vivant sur *S. tuberosum*.

Par contre, les pontes déposées par des insectes placés sur *S. demissum* dès leur sortie printanière (pontes rares et déposées après 12 jours de cette vie) n'ont en général pas donné d'éclosions (95 % des cas). La constatation a porté sur 12 pontes ayant un total de 100 œufs.

On peut être amené à se demander si la vie sur *S. demissum*, sans stériliser à proprement parler les femelles, n'amènerait pas des troubles dans les œufs au point que l'embryon deviendrait incapable de se développer.

CONCLUSIONS

L'organisation génitale du Doryphore est identique à celle des autres Chrysomélides.

L'évolution génitale est lente ; elle se manifeste surtout à partir du troisième âge et c'est au cours de la nymphose qu'elle se termine.

Les testicules et les ovaires présentent une zone de dégénérescence des cellules germinatives. Cette zone, dont les cellules ont une grande affinité pour les colorants basiques, détermine soit des enclaves dans les ovaires, soit des cryptes dans les testicules.

Les insectes printaniers placés sur *S. demissum* cessent à peu près complètement de pondre, surtout si, avant ce passage, ils n'ont pas en une alimentation en *S. tuberosum* pendant quelques jours.

Sur les hybrides résistants il y a une diminution des pontes très appréciable.

La ponte totale est, toutefois, plus élevée chez ces insectes, que chez ceux sous-alimentés ou gardés en jeûne, ce qui tendrait à montrer que le peu de *S. demissum* mangé est bien utilisé par l'insecte et que la réduction des pontes est en grande partie la conséquence de la déficience alimentaire quantitative subie.

L'étude des organes génitaux montre que, chez les mâles, il n'y a pas castration, mais cessation de la spermatogénèse et arrêt du développement pondéral du testicule ; les éléments restent au stade où ils étaient lors de l'apport du régime *S. demissum*, et même perdent

leurs tissus de réserve ; s'il y a des spermatozoïdes ils demeurent vivants, et si les insectes sont remis sur *S. tuberosum*, la spermatogénèse reprend, mais lentement.

Chez les femelles, les phénomènes sont analogues ; les ovaires restent minuscules ; si, après un certain temps les ovarioles contiennent des ovules intacts, la formation de ceux-ci et des cellules vitellogènes a cessé ; les cellules vitellogènes existant antérieurement sont détruites ; le fonctionnement de ces organes reprend lentement lorsqu'on replace les insectes sur *S. tuberosum*. Toutefois, nous n'avons pas observé de pontes dans un délai de 20 jours.

Chez la larve, la vie sur *S. demissum* produit ainsi une réduction des organes génitaux, leurs ébauches cessant de se développer.

Les œufs déposés par les femelles, après une vie d'au moins 12 jours sur *S. demissum*, ont donné à l'éclosion des mortalités de 95 %.

BIBLIOGRAPHIE

1. 1931-1932. BEER (S.). — Lo sviluppo delle ghiandole genitali nell'embrione e nelle larva del Filugello. 1. L'embrionne; 2. Larva (*Boll. del Laborat. di Zool. Agr. Bachicoltura Milano*, vol. III-IX, vol. IV, fasc. 1, X).
1932. — Lo sviluppo delle ghiandole genitali nell'embrione e nella larva del Foligello (*Boll. lab. Zool. agric. e Bachicoltura. Milano*).
2. 1899. BORDAS (L.). — Etude des glandes génératrices mâles des Chrysomélides (*Bull. Muséum Hist. Nat.*, t. V, pp. 282-285).
1899. — Recherches anatomiques et histologiques des organes génitaux mâles des chrysomélides (*Journ. Anat. et Physiol.*, t. XXXV, juillet-août).
1900. — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (*Ann. Sci. Nat. Zool.*, 8^e série, II, p. 293-448).
3. 1928. BRAUER (A.). — Spermatogenesis of *Bruchus quadrimaculatus* (Coleoptera Bruchidae) (*Journ. Morph. et Physiol.*, v. 46, n° 1, sept. 5, p. 217-239).
4. 1930. CHUDoba (S.). — Appareil centriolaire dans les cellules sexuelles de *Dytiscus* (*Inst. Zool. Université J. Kazimierz à Lwow*).
5. 1934. ELSE (F. L.). — The developmental anatomy of male genitalia in *Melanoplus differentialis* (*Journ. Morph.*, IV, pp. 577-609).
6. 1931. GALAN (F.). — Estudios sobre la espermatogenesis del Coleoptero *Phytodecta variabilis* COL. — Los Cromosomas en la mitosis y en la reducción cromosomica (*Eos. Revista Españ. de Entomologica*, VII, 461-501).
7. 1931. GAUSE (G. F.). — (*Biol. Zentralblatt*, I, pp. 208-209).
8. 1931. HEBERDEY (R.). — Zur Entwicklungsgeschichte vergleichender Anatomie und Physiologie des weiblichen Geschlechtsausfuhrwegs der Insekten (*Zeit. f. Morph. u. Oekol.*, XXII, 416-586).
9. 1933. HODGE (Ch.). — (*Physiol. Zool.*, VI, pp. 306-328).
10. 1921. KOPEC (S.). — (*Mémoires. Institut National Polonais d'Economie rurale*, pp. 164-192).
- - *idem* (pp. 138-259).
11. 1938. KRACKIEWICZ (Z.). — La spermatogénèse chez *Miastor metraloas* (*C. R. Soc. Biol.*, t. CXXVII, p. 1143).
12. 1934. LANDI (E.). — (*Ann. Staz. Bicol. Sperim. Padova*, XLVII, p. 66-68).
13. 1904. LYON. — (*Amer. J. of Physiol.*, Vol. II, p. 52-58).
14. 1902. MANN. — (*Physiological Histology Methods and Theory*. Oxford).
15. 1930. MAZIARSKI (S.). — Sur le tissu musculaire des gaines des Insectes des Coléoptères (*Bull. Intern. Acad. Pol. Sci.*, Cracovie, pp. 657-690).

16. 1932. METCALFE (M. E.). — Notes on the structure and development of reproductive organs in *Philaemis spumarius* (*Quart. Journ. Microscop. Sci.*, LXXV, 467-481).
17. 1929. NEL (R. I.). — Studies on the development of the genitalia and the genital ducts in insects. I. Female of Orthoptera and Dermaptera (*Quart. Journ. Microsc. Sci.*, LXXIII, 25-85).
18. 1931. NELSEN (O. N.). — Life cycle, sex differentiation and testis development in *Melanoplus differentialis* (*Acrididae-Orthoptera*) (*Journ. Morphol.*, LI, 467-525).
1935. — The development of the ovary in the Grasshopper *Melanoplus differentialis* (*Journ. Morphol.*, LV, p. 515-543).
19. 1930. PATERSON (N. F.). — Studies on the chrysomelidae, the bionomics and morphology of the early stages of *Paraphaedon tumidulus* GERM. (*Proceed. Zool. Soc. London*, 627-676).
20. 1930. PILAWSKI (S.). — Appareil de Golgi, vacuome et chondriome pendant la spermatogénèse chez *Phyllobius glaucus* Sc. (*C. R. Soc. Biol.*, CV, p. 615).
21. 1934. RUDOLF ABRAHAM. — Das Verhalten der Spermien in der weiblichen Bettwanze (*Cimex* L.) und der Verbleib der überschüssigen Spermamasse (*Zeits. f. Parasit.*, 6, t. 5, pp. 559-591).
22. 1936. SCOTT (A. C.). — Haploidy and aberrant spermatogenesis in a Coleopteran, *Micromalthus debilis* LECONTI (*Journ. Morphol.*, LIX, 485-515).
23. 1907. SCHÄFER (F.). — Spermatogenese von *Dytiscus* (*Zool. Jahr.*, Bd. 23).
24. 1930. VARDE (V. P.). — Contribution à l'étude de l'ovogénèse des insectes; l'ovogénèse des Coléoptères Dytiscides (*Th. doct. Univ. Clermon-Ferrand*).
25. 1937. WHITE (M. S. D.). — Les effets des rayons X sur la première division mitotique de trois espèces d'Orthoptères (*Proc. Roy. Soc. London*, Bd. U 24, p. 183-196).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les recherches poursuivies nous ont amené d'abord à compléter les connaissances acquises sur l'anatomie du *L. decemlineata* et à aborder en détail l'étude histologique de l'insecte qui n'avait été commencée que pour quelques rares organes.

Nous avons pu préciser les détails constitutifs, les caractères histologiques des cellules et leurs variations en fonction des stades de l'insecte pour les organes suivants : le tube digestif et ses glandes sécrétrices ; le vaisseau sanguin dorsal et le tissu sanguin ; les glandes sécrétrices externes ; les tubes de Malpighi ; les tissus de réserve ; les organes génitaux.

Dans son ensemble, le *L. decemlineata* a des caractères anatomiques et histologiques très analogues à ceux décrits chez les autres Coléoptères végétariens.

L'étude des sécrétions digestives a montré que celles-ci contenaient les mêmes ferments solubles que celles des insectes phytophages courants. Elle a permis de préciser les abondances relatives des diverses diastases et les variations qu'elles présentent avec les stades évolutifs, enfin les conditions optima d'activité diastasique.

Les recherches sur la teneur générale du corps de l'insecte en eau, en lipides et en glucides, nous ont montré les ampleurs et la cadence de l'abaissement de la richesse en eau au cours de l'hibernation, ainsi que le mouvement des réserves pendant le développement. Le taux des glucides s'accroît régulièrement lors de la vie larvaire, alors que celui des lipides s'élève brusquement à partir du quatrième âge. Ces corps de réserve disparaissent presque totalement pendant la nymphose, se reformant chez l'insecte parfait mangeant abondamment avant son entrée en hibernation, se réduisent à nouveau au cours de l'hiver et au début de la maturation sexuelle, reviennent avec l'alimentation printanière précédant les pontes, enfin diminuent à nouveau lorsque commence la sénilité de l'insecte.

L'alimentation prise par le *L. decemlineata* a, par sa quantité et sa qualité, une influence marquée et variée sur l'insecte.

Antérieurement, cette influence avait été montrée pour le comportement, le développement et la mortalité des larves, pour le comportement et surtout la fécondité des insectes parfaits.

Nous avons pu apporter de nouvelles connaissances sur divers points. D'abord sur la fonction génitale grâce à l'étude histologique des organes génitaux ; ensuite, sur des fonctions non encore examinées : digestion, sécrétions cutanées, excrétion malpighienne, circulation sanguine, métabolisme de l'eau et des corps de réserve ; enfin, sur les effets amenés par l'alimentation sur la constitution d'organes et de tissus : tubes de Malpighi, tissu sanguin, tissu de réserve et tissu génital.

Les aliments dont les actions ont été comparées entre elles sont les feuilles du *Solanum tuberosum*, du *Solanum demissum* et celles de divers hybrides entre ces deux plantes.

Les tissus foliaires de ces deux *Solanum* sont attaqués *in vitro* et *in vivo* par les diastases sécrétées par le *L. decemlineata*, mais ceux de la seconde plante ont tendance à donner relativement moins de sucres réducteurs que ceux de la première. La particularité ne peut pas être attribuée à une action inhibitrice du *S. demissum* vis-à-vis des enzymes digestives. Pourtant, lorsqu'elles sont consommées journellement par petites quantités équivalentes comme poids, ces deux feuilles semblent présenter des valeurs nutritives générales pour l'insecte assez voisines, car elles permettent des développements pondéraux d'ensemble très analogues.

L'insecte mangeant du *S. demissum* présente des troubles ou des perturbations que l'on peut grouper actuellement en trois catégories.

D'abord, prennent place les troubles suivants : réduction ou cessation de la croissance pondérale globale des larves ; arrêt quasi-total de la ponte ; arrêt du développement des organes génitaux dont les gonades n'évoluent plus, dont les tissus de réserve se résorbent et qui présentent un volume minuscule ou allant en se réduisant.

Dans une seconde catégorie on réunit : les pertes d'appétit ; les arrêts anormalement longs des larves après alimentation, certains arrêts étant comparables à de véritables torpeurs ; les vomissements ; un abaissement rapide et assez durable du rythme des pulsations cardiaques ; certains arrêts prolongés dans le jeu des pulsations cardiaques ; une tendance des toutes jeunes larves à abandonner les plantes ; un ralentissement des sécrétions cutanées ; un phototropisme négatif des larves.

Enfin, une troisième catégorie groupe les perturbations suivantes : difficulté de défécation ; sécheresse des excreta et moindre décomposition des feuilles dans ceux-ci ; lenteur de la chitinisation des adultes après la nymphose ; réduction de l'accumulation des réserves pré-nymphales et préhibernales ; retard à l'enfouissement automnal.

Les perturbations de la première catégorie semblent dériver surtout de la déficience alimentaire quantitative résultant de la perte d'appétit qui est causée par l'ingestion de *S. demissum* ; celles du second groupe seraient à relier surtout à la présence, chez *S. demissum*, d'un composé spécial à cette plante appelé pour son étude « principe nocif », non encore isolé, mais caractérisé par des effets physiologiques sur l'insecte. Il semble jouer le rôle d'un véritable « poison » pour l'insecte et se trouverait surtout dans les feuilles adultes, riches en chlorophylle et situées en pleine lumière. On peut émettre l'hypothèse que l'action directe de *S. demissum* s'effectue surtout par l'intermédiaire du système nerveux sympathique qui se montrerait sensible aux substances chimiques particulières à cette plante. Il est en effet remarquable de voir que les fonctions les plus touchées sont celles sous la dépendance de ce système.

Pour les perturbations du troisième groupe nous n'avons pas encore d'éléments suffisants permettant une première appréciation quant à leurs causes originelles.

Les premières recherches sur *S. demissum* menaient à conclure que les *L. decemlineata* mis sur cette plante présentaient une véritable « vie ralentie et déficiente ». Nos observations confirment cette manière de voir et indiquent que le phénomène s'étend à un grand nombre d'organes et de fonctions, bien que tous les sujets sont encore loin d'avoir été examinés.

Dans cette vie déficiente, les actions variées jouées par les plantes ont d'inégales répercussions. Parmi celles examinées, les rôles les plus marqués reviennent surtout aux quatre actions déterminant les faits suivants : la réduction des alimentations journalières ; la dispersion des larves peu après leur éclosion ; la rareté des réserves pré-nymphales et préhibernales ; l'arrêt de développement des organes génitaux. Leur seul jeu suffit à prévenir pratiquement toute multiplication du *L. decemlineata* sur le *S. demissum*, à rendre cette plante « résistante à l'insecte » bien que les insectes ne périssent pas sur elle comme sur une simple plante « indifférente » et qu'elle ne soit pas délaissée, sauf pendant un stade très court de l'insecte : la larve nouvellement éclore.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE RELATIVE AU *L. decemlineata* SAY

- I. 1927. BOUHNIOU (J.). — Contribution à l'étude anatomique de la larve de *L. decemlineata* SAY (*Rev. Zool. Agric.*, XXVI, n° 11, p. 163-183).
- II. 1918. BREITENBECHER (I. K.). — The relation of water to the behavior of the Potato Beetle in a desert (*Carnegie Institution*, pub. 427).
- III. 1928. BRUNETEAU (J.). — Contribution à l'étude anatomique de *L. decemlineata* SAY (insecte parfait) (*Rev. Zool. Agric.*, XXVII, n° 7, p. 101-110, et n° 8, p. 125-138).
- IV. 1937. BUSNEL (R. G.). — Notes biologiques sur le Doryphore (70^e *Congrès Soc. Sav.*, p. 205-209).
- V. 1937. BUSNEL (R. G.) et DRILHON (A.). — Étude biochimique du *L. decemlineata* pendant l'hibernation (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 224, p. 916, n° 10).
- VI. — (*Ann. Sci. Nat.*, 10^e série, t. XX).
- VII. 1937. BUSNEL (R. G.). — Étude des lipides et des substances réductrices chez le *L. decemlineata* (*C. R. Acad. Sci.*, t. 205, p. 1177).
- VIII. 1938. — Influence du régime alimentaire sur la biochimie et la biologie du *L. decemlineata* à l'état d'insecte parfait (*C. R. Acad. Sci.*, t. 206, p. 694).
- IX. — Sur la teneur en eau et l'évolution pondérale du *L. decemlineata* SAY (*C. R. Soc. Biol.*, p. 761).
- X. — La variabilité du développement des organes génitaux et des organes de réserve chez le Doryphore selon l'alimentation prise par l'insecte (VII^e *Congrès Intern. d'Entomologie de Berlin*).
- XI. — Influence de l'alimentation sur la croissance des larves de *L. decemlineata* vivant sur *S. demissum* ou des hybrides de cette plante (62^e *Congrès A. F. A. S., Arcachon*).
- XII. 1937. DRILHON (A.) et BUSNEL (R. G.). — Le potassium et la réserve alcaline chez quelques Coléoptères (*C. R. Soc. Biol.*, t. 224, p. 806).
- XIII. 1922. FEYTAUD (J.). — Le Doryphore, Chrysomèle nuisible à la Pomme de Terre. *Rev. Zool. Agric. Bordeaux*.
- XIV à XVIII. 1923-1938. — Recherches sur le Doryphore. *Ann. Epiph. Paris* ; IX, 4, 1923 ; XVI, 6, 1930 ; XVIII, 2-3, 1932 ; N. S. III, 1, 1937 ; V, 1938.

- XIX. 1923-1939. — La question Doryphorique au début de la campagne : (1923 à 1939) ; publications annuelles dans la *Revue de Zoologie agricole et appliquée*. Bordeaux.
- XX. 1927. — Rapport sur les travaux exécutés à la station Entomologique de Bordeaux. *Ann. Epiph.*, t. XIII.
- XXI. 1934. — La question du Pétunia envisagée comme remède contre le Doryphore (*C. R. Acad. Agric. France*, 17 janvier).
- XXII. 1936. — Comment le Doryphore envahit l'Europe (*Rev. Zool. Agric.*, Bordeaux).
- XXIII. 1925. FINK (D. E.). — Physiological Studies on Hibernation in the potato Beetle (*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, t. XIX, n° 5).
- XXIV. 1928. — The applications of studies in Hydrogen Ion Concentration. Entomological Research (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XX, n° 4, pp. 503-512).
- XXV. 1932. — The digestive Enzymes of the Colorado Potato Beetle and the influence of Arsenicals on their activity (*J. Agric. Res.*, XIV, n° 8, pp. 471-482).
- XXVI. 1925 GIBSON (A.), CORHAM (P.), HUDSON (H. F.), and FLOCK (J. A.). — Colorado Potato Beetle in Canada (*Canada Dep. Agric. Bull.*, 52, n° 1).
- XXVII. 1938. GRISON (P.). — Notes écologiques sur le Doryphore et éléments pour les pronostics d'invasion qu'elles permettent (*VII^e Congrès International d'Entomologie de Berlin*).
- XXVIII. 1938. — Remarques sur le déterminisme de la sortie printanière des Doryphores (*C. R. Congrès A. F. A. S.*, Arcachon).
- XXIX. 1916. JOHNSON (P. W.), and BALLINGER (A. M.). — Life history studies of Colorado Potato Beetle (*Journ. Agric. Research*).
- XXX. 1936. KOZLOVSKY (S.). — Le cycle biologique du *L. decemlineata* sur différentes variétés de Tomates (*Rev. Zool. Agric.*, n° 7).
- XXXI. 1938. LISON (L.). — Sur l'histophysiologie des tubes de Malpighi du Doryphore (*C. R. Soc. Biol.*, t. 139, p. 873).
- XXXII. 1935. MAC INDOO (N.-E.). — The relative attractiveness of certain Solanaceous Plants to the Colorado Potato Beetle (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, t. 37, n° 2 p. 36-42).
- XXXIII. 1937. PATAY (R.). — Anatomie, histologie et physiologie des tubes de Malpighi du Doryphore (*C. R. Soc. Biol.*, t. 125, p. 439) et (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. 62, p. 174).
- XXXIV. — Quelques observations anatomiques et physiologiques sur le Doryphore (*Bull. Soc. Sci. Bretagne*, t. 14, fasc. 1 et 2).
- XXXV. 1938. — Sur la structure et l'histophysiologie des tubes de Malpighi chez le Doryphore (*C. R. Soc. Biol.*, t. 129, n° 34, p. 1098).
- XXXVI. 1937. RAFFY (A.) et BUSNEL (R. G.). — Dérivés de la chlorophylle dans les excréments du *L. decemlineata* (*C. R. Soc. Biol.*, t. 126, p. 682).
- XXXVII. 1933. RAUCOURT (M.) et TROUVELOT (B.). — Recherches sur les constituants des feuilles de *S. tuberosum* déterminant l'alimentation des larves de *L. decemlineata* (*C. R. Acad. Sci.*, t. 103, p. 1153).
- XXXVIII. 1936. RAUCOURT (M.) et TROUVELOT (B.). — Les principes constituants de la pomme de terre et le Doryphore (*Ann. Epiphyt. et Phyto.*, t. 11, p. 54).

- XXXIX. 1882. RILEY (C. V.). — Change of habit of two new enemies of the Egg plant. (*Am. Nat.*, vol XVI).
- XL. 1824. SAY (T.). — (*J. Acad. Nat. Sci. Philadelphie*, vol. 3).
- XLI. 1906. STEVENS (N.). — Studies in Spermatogenesis (*Carnegie Instit. Washington*, pub. n° 36-2).
- XLII. 1930. TIMON-DAVID (S.). — Recherches sur les matières grasses des insectes (*Thèse, Fac. Sci.*, Paris).
- XLIII. 1931. TROUVELOT (B.) et THENARD (J.). — Remarques sur les éléments des végétaux contribuant à limiter ou à empêcher la pullulation du *L. decemlineata* sur des nombreuses espèces ou races végétales (*Rev. Pathol. Végét. et Entom. Agri. de Fr.*, fasc. 8-9).
- XLIV. 1934. TROUVELOT, LACOTTE et THENARD. — Observations sur le comportement du Doryphore en présence des pétunias et d'autres Solanées (*C. R. Acad. Agric. de Fr.*, 17 janvier).
- XLV. 1935. TROUVELOT, DIXMERAS et GRISON. — Variabilité de l'attaque du Doryphore sur diverses Solanées tubérifères (*C. R. Acad. Agric. de Fr.*, 11 décembre).
- XLVI. 1935 TROUVELOT et GRISON. — Variations de fécondité du *L. decemlineata*, avec les Solanées tubérifères consommés par l'insecte. — (*C. R. Acad., Sci.*, t. 201, p. 1053).
- XLVII. 1936. TROUVELOT (B.). — Le Doryphore de la pomme de terre en Amérique du Nord (*Ann. des Epiphy. et Phyto.*, Vol. 1, p. 277-330).
- XLVIII. 1936. — Le développement du Doryphore en fonction du climat (*Bull. Soc. Entomol. Belgique*).
- XLIX. 1936. TROUVELOT, GRISON, DIXMERAS. — Remarques sur les différences d'attaques par le Doryphore, de variétés courantes de pomme de terre (*C. R. Acad. Agric. de Fr.*, 6 mai).
- L. 1937. TROUVELOT, DIXMERAS, GRISON et LACOTTE. — Remarques sur les rapports biologiques entre le Doryphore et diverses variétés de pommes de terre (*Rev. Path. Vég. et Ent. Agric. de Fr.*, Fasc. I, t. 24).
- LI. 1937. TROUVELOT (B.) et BUSNEL (R.-G.). — Modification du rythme des battements cardiaques chez les larves de Doryphore suivant les Solanum dont elles se nourrissent (*C. R. Acad. Sci.*, t. 205, n° 23 p. 1171-1173).
- LII. 1938. TROUVELOT (B.). — Les phénomènes de résistance naturelle des plantes aux attaques des insectes et essai de leur utilisation pour la lutte contre le Doryphore (*C. R. VII^e Congrès International d'Entomologie de Berlin*).
- LIII. 1938. TROUVELOT et MULLER BÖHME. — Étude sur la valeur alimentaire pour les larves du Doryphore d'hybrides *S. demissum* et *S. tuberosum*. (*C. R. VII^e Congrès international d'Entomologie de Berlin*).
- LIV. 1938. TROUVELOT, MULLER BÖHME et LACOTTE. — Remarques sur le comportement du Doryphore sur les hybrides de *S. tuberosum*, *S. demissum* (*Rev. Path. vég. et Ent. Agric.*, t. 25).
- LV. 1939. TROUVELOT et BRÉJOUX. — Effets d'engourdissement causés aux larves du Doryphore par l'ingestion du *S. demissum* (*Rev. Path. vég. et Ent. Agric.* Sous presse).

- LVI. 1906. TOWER (W. L.). — On investigation of evolution in chrysomelide Beetle of genius *Leptinotarsa* (*Carnegie. Inst. Washington. Pub* n° 48).
- LVII. 1889. WHEELER (M.). — The Embryology of *Blatta germanica* et *Doryphora decemlineata* (*Journ. of Morphology*, n° 3).
- LVIII. 1910. WIEMAN. — The degeneratid cells in the testis of *L. signaticollis* (*Journ. of Morphology*, vol., 21, n° 4, p. 485-494).
— Germs cells of *L. signaticollis* (*Jour. of Morphology*, Vol. 21, n° 2, p. 135-218).
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	pages 1
--------------------	------------

PREMIÈRE PARTIE

NOTES BIOMÉTRIQUES SUR L'INSECTE

A. — Caractères fondamentaux du cycle évolutif annuel.....	7
B. — Les divers stades évolutifs ; leurs caractères morphologiques et écologiques	9
C. — Mortalités des insectes à divers stades évolutifs.....	21

DEUXIÈME PARTIE

LE TUBE DIGESTIF, L'ALIMENTATION ET LA DIGESTION

CHAPITRE I ^{er} . — <i>Anatomie et histologie du tube digestif</i>	23
A. — Techniques histologiques	24
B. — Disposition et forme générale du tube digestif.....	25
C. — Étude détaillée de l'intestin antérieur.....	27
D. — Étude détaillée de l'intestin moyen.....	32
E. — Étude détaillée de l'intestin postérieur.....	36
F. — Particularités de la tunique musculaire intestinale.....	41
G. — Les glandes annexes.....	41
Conclusions	42
Bibliographie	44
CHAPITRE II. — <i>Les aliments et leurs caractères</i>	46
A. — Définition botanique des plantes utilisées.....	46
B. — Caractères fondamentaux botaniques et biochimiques des feuilles de <i>S. tuberosum</i> et de <i>S. demissum</i>	47
C. — Les variations de composition chimique des organes foliacés des Solanées	51
D. — Les constituants des feuilles agissant sur l'insecte.....	57
Conclusions	58
Bibliographie	59
CHAPITRE III. — <i>L'alimentation sur S. tuberosum et S. demissum</i>	60
A. — Alimentation sur <i>S. tuberosum</i> et ses caractères.....	60
B. — Alimentation sur <i>S. demissum</i> et comparaison avec celle prise sur <i>S. tuberosum</i>	65
Conclusions	77

	pages
CHAPITRE IV. — <i>Les enzymes digestives</i>	79
A. — Historique	79
B. — Les insectes utilisés et la technique de préparation de leurs enzymes	80
C. — Étude du pH intérieur de l'appareil digestif	81
D. — Étude dynamique des enzymes	82
E. — Étude des divers groupes d'enzymes	85
I. — Les Carbohydrases	85
II. — Les Esterases	87
III. — Les Protéases	88
F. — Différences de degrés d'action enzymatique entre la larve et l'insecte parfait	89
G. — Les enzymes chez les insectes vivant uniquement sur <i>S. demissum</i>	90
Conclusions	90
Bibliographie	92
CHAPITRE V. — <i>La digestion et remarques sur la nutrition</i>	94
A. — Action des enzymes sur les aliments	94
B. — Remarques sur la nutrition	102
Conclusions	105
Bibliographie	106

TROISIÈME PARTIE

SÉCRÉTION ET EXCRÉTION

A. — Glandes sécrétrices externes et leur sécrétion	107
B. — Les tubes de Malpighi	110
Conclusions	118
Bibliographie	114

QUATRIÈME PARTIE

LE SYSTÈME CIRCULATOIRE ET LA CIRCULATION

A. — Étude anatomique du vaisseau dorsal	115
B. — Étude physiologique de la circulation	116
C. — Étude de l'hémolymph	123
Conclusions	129
Bibliographie	131

CINQUIÈME PARTIE

LE MÉTABOLISME DE L'EAU ET CELUI DES CORPS DE RÉSERVE

REMARQUES SUR LES CENDRES

A. — Le métabolisme de l'eau	135
Compléments et remarques sur les variations pondérales de l'insecte au cours de son développement	136
La teneur en eau des insectes	137
B. — Étude des cendres	142

	pages
C. — Étude des corps de réserve (phase énergétique).....	143
I. — Techniques d'étude suivies.....	144
II. — Les lipides et les glucides.....	145
III. — Histologie du tissu adipeux.....	151
IV. — Variations du corps de réserve à la suite d'alimentations différentes.....	161
Conclusions.....	168
Bibliographie.....	169

SIXIÈME PARTIE

ORGANES GÉNITAUX ET FONCTION GÉNITALE

A. — Méthode d'étude.....	171
B. Le système génital mâle.....	172
C. Le système génital femelle.....	182
D. Remarques sur la fonction génitale du Doryphore.....	185
E. Influence de l'alimentation avec <i>S. demissum</i> sur la fonction géni- tale du Doryphore.....	186
Conclusions.....	193
Bibliographie.....	195
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	197
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE RELATIVE AU <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	201

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES PROCÉDÉS DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES INSECTES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le juin 1939.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
G. ROUSSY.

